



Un modèle informatique de morphogénèse végétale

B. Caignou

► To cite this version:

B. Caignou. Un modèle informatique de morphogénèse végétale. [Rapport de recherche] RR-0029, INRIA. 1980. inria-00076532

HAL Id: inria-00076532

<https://inria.hal.science/inria-00076532>

Submitted on 24 May 2006

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Institut National
de Recherche
en Informatique
et en Automatique

Domaine de Voluceau
Roquencourt
BP 105 - 78150 Le Chesnay
France
Tél. 954 90 20

Rapports de Recherche

N° 29

UN MODÈLE INFORMATIQUE DE MORPHOGENÈSE VÉGÉTALE

Beatriz CRAIGNOU

Août 1980

RAPPORT DE RECHERCHE

UN MODELE INFORMATIQUE
DE MORPHOGENESE VEGETALE

Beatriz CRAIGNOU

Février 1980

RESUME :

On donne ici un algorithme de morphogenèse qui simule les modifications opérées dans la forme des feuilles durant leur croissance. L'algorithme modélise dans sa première partie la croissance de chacune des cellules qui constituent la feuille (alimentation, accroissement, division, état stationnaire). La seconde partie modélise la croissance globale (rangement, lissage). L'organisation du mouvement des cellules et la détermination de leur forme postérieure font intervenir un algorithme du type Nuées Dynamiques.

SUMMARY :

An algorithm of morphogenesis is given here that simulates the modifications operated in the form of tree leaves during growth. The algorithm models in the first part the individual growth of every cell (nourishment, growth, division, stationary state). The second part models the global growth (ordering, smoothing). Cell movement and their later form are simulated with the aid of the Dynamic Clusters Method.

REMERCIEMENTS :

Nous remercions tout particulièrement Monsieur J.C. SIMON, Conseiller Scientifique à l'INRIA, pour nous avoir guidé dans ce travail, Monsieur E. DIDAY et Monsieur J. QUINQUETON pour leur accueil et leurs conseils, et Monsieur G. CUSSET de l'Université P. et M. Curie pour avoir suggéré de nous intéresser à ce problème et nous avoir aidé dans notre recherche.

S O M M A I R E

INTRODUCTION

CHAPITRE 1. LE MODELE. INCIDENCE BIOLOGIQUE ET ANALYSE MATHEMATIQUE

- 1.1. L'algorithme de morphogénèse.
- 1.2. Généralités sur la feuille.
 - 1.2.1. Parties de la feuille.
 - 1.2.2. Formes du limbe.
 - 1.2.3. Nervures.
- 1.3. Dimensions et direction de la croissance.
- 1.4. Caractérisation des cellules.
- 1.5. Croissance des cellules.
- 1.6. La fonction d'alimentation Δp .
- 1.7. Division cellulaire.
- 1.8. Age des cellules et état stationnaire.
- 1.9. Différenciation.
- 1.10. Vitesse de croissance.
- 1.11. Rôle de la vitesse de croissance dans le problème morphogénétique.
- 1.12. Trajectoire des cellules.

CHAPITRE 2. L'ASPECT INFORMATIQUE

- 2.1. Organigramme de l'algorithme de morphogénèse.
- 2.2. Traitement des cellules. Voisinage et ordre.

2.3. La méthode des Nuées Dynamiques appliquée à la morphogénèse.

2.3.1. Préambule.

2.3.2. La méthode des Nuées Dynamiques (MND).

2.3.3. L'application de la MND.

2.3.4. Le problème d'optimisation.

2.3.5. Remarques

2.4. Sur les types de feuilles de ce modèle.

CHAPITRE 3. RESULTATS EXPERIMENTAUX

3.1. Concernant le programme.

3.2. Exemples des feuilles obtenues par l'algorithme.

CONCLUSION.

BIBLIOGRAPHIE.

INTRODUCTION

Ce travail est consacré à la morphogénèse végétale et plus concrètement à l'évolution de la forme des feuilles durant leur croissance.

Une étude approfondie des formes en évolution a été faite par THOM (1972). A part le modèle théorique présenté par le naturaliste d'ARCY THOMPSON (1917) dans son ouvrage sur la croissance et la forme, on trouve dans la littérature quelques modèles concernant le développement des plantes, en particulier l'activité de certains types de tissus végétaux, l'apparition de feuilles autour de la tige, ou leur croissance.

Parmi ces modèles nous pouvons citer les proposés par FRANQUIN (1972, 1974) et des modèles qui utilisent les grammaires, proposés par LINDENMAYER (1975, 1977), ROSENFELD et JOHNSTON (1970, 1971), et d'autres auteurs.

Le modèle présenté ici considère le développement de la feuille en partant de l'évolution de ses éléments primitifs, les cellules.

La première partie de l'algorithme de morphogénèse modélise la croissance de chacune des cellules de la feuille (alimentation, accroissement, division, état stationnaire). La seconde partie modélise la croissance globale (range-ment, fissage).

Le mouvement de l'ensemble des cellules, conséquence de leur accroissement, est pris en considération par l'algorithme. Une application, dans le cas continu, de la méthode des Nuées Dynamiques de DIDAY (1971) permet l'organisation de ce mouvement et la détermination postérieure de la forme des cellules.

Les paramètres qui permettent de développer ces processus, basés sur des hypothèses biologiques peu contraignantes, concernent, pour l'accroissement de chaque cellule, sa situation par rapport aux sources de "nourriture" et aux autres cellules ainsi que des considérations sur son âge. Un seuil de la surface atteinte après accroissement et une limite d'âge conditionnent la

division. L'état stationnaire est lié à l'âge de la cellule. La localisation et la forme des nouvelles cellules dépendent essentiellement du voisinage.

Cependant, force est de négliger les paramètres extérieurs au modèle et qui ont néanmoins une grande influence dans l'évolution de la feuille, tels que les conditions climatiques, la qualité de la nourriture, l'exposition à la lumière, et d'autres conditions d'environnement dont la botaniste n'oserait pas se séparer.

Le modèle est déterministe, les probabilités n'intervenant nulle part.

Bien entendu, une telle simulation de cette forme naturelle ne peut se réaliser que par ordinateur vu le nombre élevé de calculs à faire.

CHAPITRE 1. LE MODELE. INCIDENCE BIOLOGIQUE ET ANALYSE MATHEMATIQUE

1.1. L'algorithme de morphogénèse

L'évolution de la forme de la feuille est un phénomène de croissance collectif : les cellules interagissent les unes sur les autres.

L'algorithme de morphogénèse simule cette évolution dès son initialisation.

La croissance de chacune des cellules qui constituent la feuille est simulée dans le Pas 1 et la croissance globale dans le Pas 2.

On trouve une présentation générale de cet algorithme par SIMON et CRAIGNOU (1978).

Les détails de l'algorithme sont étudiés dans les paragraphes suivants dans un cadre biologique, qui est à l'origine du modèle, avec une analyse mathématique des résultats lorsqu'il y a lieu. L'aspect informatique proprement dit est développé dans le chapitre 2.

L'algorithme de morphogénèse simule les modifications opérées dans la forme de la feuille. Lorsque sa forme ne se modifie plus la feuille a la forme finale, et si la feuille continue à grandir elle le fait de façon homothétique.

Voici l'algorithme :

Pas 0 (*initialisation*) Partir d'une cellule initiale ; $i := 1$, $N := 1$.

PAS 1 (*croissance individuelle*) Pour chaque cellule i , $1 \leq i \leq N$, faire :

a) (*division*) Calculer son potentiel W_i ; si $W_i < W$ fixé auparavant, division en deux cellules et $N := N + 1$, sinon suite.

b) (*alimentation*) Augmenter la densité de la cellule.

- c) (*accroissement*) Augmenter la surface de la cellule pour retrouver la densité initiale.

PAS 2 (*croissance globale*) Pour toutes les cellules, faire :

- a) (*rangement*) Ranger "au mieux" les cellules. Il en résulte une nouvelle position pour chacun de leurs centres de gravité.
- b) (*lissage*) Effacer les frontières ; calcul des nouvelles frontières.
- c) S'il existe une cellule susceptible de grandir aller au PAS : sinon FIN.

Pour certaines finalités les botanistes ne considèrent une feuille que lorsqu'elle est assez grande pour la mesurer.

Lorsque l'algorithme de morphogénèse commence, on considère que la cellule a déjà une certaine taille. C'est pourquoi on s'interroge avant tout sur la possibilité de sa division. D'ailleurs le seuil du potentiel, W , est fixé expérimentalement de telle façon que la cellule se divise à la première itération du programme.

Le mot "division" est employé ici par abus de langage. Sa signification est clarifiée en 1.7.

Quelques fois le mot "croissance" signifie l'accroissement proprement dit de la cellule, mais lorsqu'il en est ainsi il n'y a pas d'ambiguïté

1.2. Généralités sur la feuille

1.2.1. Parties de la feuille

Une feuille de Lilas (Figure 1.1) présente une lame plate arrondie, à bord presque régulier λ , le limbe, et une partie linéaire p , le pétiole, qui attache le limbe à la tige. Dans la feuille de Ficaire (Figure 1.2) la base du pétiole est aplatie et enveloppe la tige d'une gaine g . Limbe, pétiole et gaine sont les trois parties de la feuille.

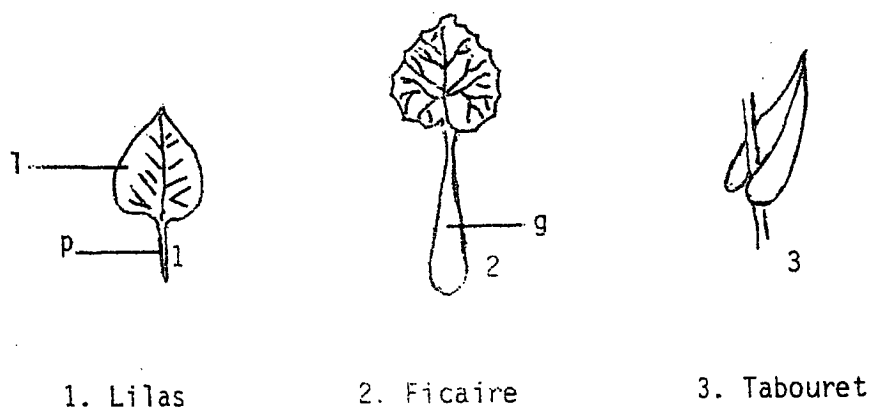


FIGURE 1

Mais toutes les feuilles ne sont pas pétiolées, par exemple le Tabouret (Figure 1.3).

Dans ce travail j'appelle "Feuille" ce que le commun des mortels entend par là, à savoir : le limbe, et c'est cette partie de la feuille qu'il s'agit de modéliser.

1.2.2. Forme du limbe

Le limbe peut avoir des formes diverses ; la feuille est simple quand le limbe est formé d'une seule pièce attachée au pétiole. La feuille du Lilas, la feuille de l'Orme (Figure 2.1), la feuille du Chêne (Figure 2.2) sont simples, ainsi que celle du Cresson du Pérou, mieux connue comme Grande Capucine, dont le pétiole vient s'attacher au milieu du limbe (Figure 2.3).

Beaucoup de feuilles sont composées, car le limbe est formé de plusieurs pièces, ou folioles, s'insérant indépendamment l'une de l'autre sur le pétiole. La feuille du Marronnier (Figure 2.4) a généralement 7 folioles qui s'insèrent côte à côte à l'extrémité du pétiole.

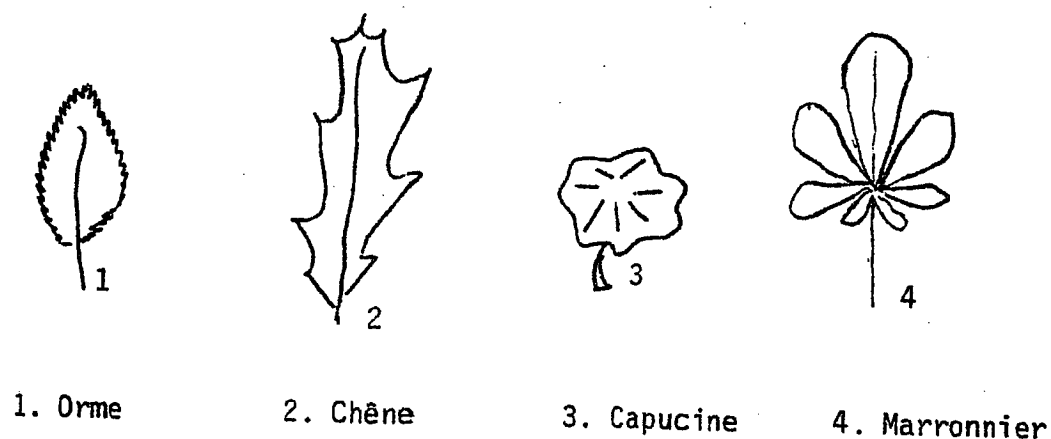


FIGURE 2

Les morphologistes qui étudient les liens phylétiques entre les feuilles simples et les feuilles composées ont des points de vue différents :

- a) une feuille simple peut dériver d'une feuille composée ("fusio-nists") ;
- b) la feuille simple, par une lobation de plus en plus marquée, a donné la feuille composée ("splitters").

CUSSET (1969) a fait une étude approfondie de ce problème.

Le modèle simule les feuilles simples avec un certain degré de lobation.

1.2.3. Nervures

Toutes les feuilles présentent des nervures. Ce sont des trajets préférentiels suivis par les substances.

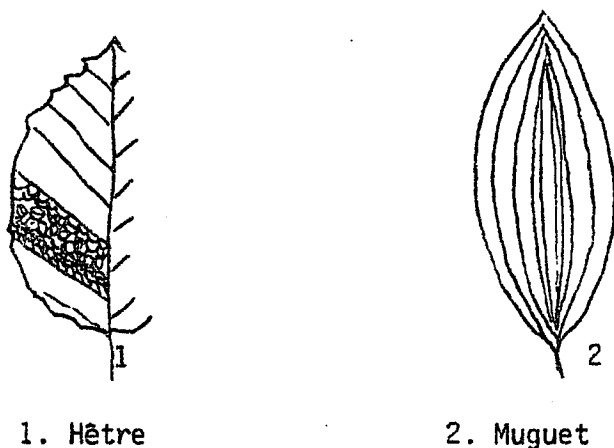


FIGURE 3

Il y a souvent une nervure médiane qui prolonge le pétiole et divise le limbe en deux parties, des nervures principales, encore assez apparentes, et de fines nervures secondaires, pouvant former un réseau à peine perceptible à l'oeil nu. Les nervures principales s'attachent à la nervure médiane.

La figure 3.1. représente la nervation de la feuille du hêtre. Les petites nervures reticulées n'ont été représentées que sur une partie du limbe.

Il y a des feuilles qui ont une nervation parallèle ; les nervures principales s'attachent toutes à la nervure médiane en deux points, le sommet et la base du limbe. C'est le cas du Muguet (Figure 3.2).

L'ensemble des nervures constitue le réseau des échanges de matières organiques entre les cellules et entre la feuille et la plante.

1.3. Dimensions et direction de la croissance

Des études très complètes concernant l'épaisseur de la feuille ont été réalisées sur *Nicotiana* par AVERY (1933) et sur *Xanthium pennsylvanicum* par MAKSYMOWYCH (1973). Leurs résultats peuvent être généralisés à la plupart des feuilles de Dicotylédones simples et de morphogénèse basipète (CUSSET (1969)).

L'épaisseur de la feuille est presque invariante et définie par un nombre relativement petit de couches de cellules et ce nombre est déterminé au début du développement de la feuille. Cette dimension est négligeable par rapport à la surface de la feuille.

Ainsi, la croissance de la feuille sera modélisée seulement dans deux dimensions, la largeur et la hauteur.

Une feuille dans la nature n'est pas tellement symétrique par rapport à la nervure médiane. Mais on va supposer qu'elle l'est, dans le modèle.

La symétrie permet de limiter la modélisation à la croissance de la demi-feuille.

Pour l'analyse mathématique on choisit la nervure médiane comme l'un des axes coordonnés et la base du limbe comme origine des mesures.

Une raison de ce choix est que les feuilles de *Nicotiana*, *Xanthium* et d'autres espèces étudiées sont d'orientation basipète, c'est-à-dire les divisions cellulaires vont cesser d'abord dans le sommet et ensuite dans les parties basses de la feuille.

Mais il aurait été indifférent de choisir le sommet du limbe comme origine des mesures car à tout instant sa position est connue.

On suppose que le temps est une variable discrète et une unité de temps correspond à une itération du programme.

1.4. Caractérisation des cellules

Dans les êtres vivants "*Omnia ex cellula*".

Les cellules, éléments primitifs ou non définis de la feuille, ont une forme ; ce sont les unités morphologiques du modèle.

Une feuille est un ensemble de cellules qui ont des caractéristiques différentes selon les activités qui leur sont propres, ainsi les cellules qui forment les nervures ne sont pas identiques à celles du mésophylle (tissu qui est entre les nervures).

La naissance d'une cellule correspond à sa localisation dans l'espace.

Come il est dit dans l'article de SIMON et CRAIGNOU (1978), il est hors de question de chercher à reproduire exactement les cellules vivantes. Il s'agit plutôt de reproduire leur croissance globale. Pour cela on considère des "cellules opérationnelles" (CO), lesquelles rappellent seulement de loin les cellules vivantes.

| Une CO reflète un ensemble de cellules naturelles.

Une telle CO est décrite par sa naissance, son accroissement, son déplacement, sa division et son état stationnaire.

Pour un motif de simplicité on a adopté pour les CO la forme rectangulaire.

D'autres formes plus proches de la réalité sont celles suggérées par SIBSON (1978) et malgré les problèmes de programmation il serait intéressant de les étudier un jour.

Une CO est déterminée par les coordonnées de ses sommets :

- bas gauche : (BGX, BGY)
- bas droite : (BDX, BDY)
- haut gauche : (HGX, HGY)
- haut droite : (HDX, HDY)

Ces coordonnées sont exprimées en nombres entiers dans le modèle.

La CO est limitée par des frontières :

- abscisse de la frontière gauche : BGX
- abscisse de la frontière droite : BDX
- ordonnée de la frontière inférieure : BGY
- ordonnée de la frontière supérieure : HGY

Soit CO_i , i un nombre donné à la CO dès sa naissance. Au cours de l'algorithme de morphogénèse i croît de 1 à N . Pour cette cellule, soient

- la largeur $L_i = BDX_i - BGX_i$
- la hauteur $H_i = HGY_i - BGY_i$
- la surface $S_i = L_i \times H_i$
- le centre de gravité $c_i = \left(\frac{BGX_i + BDX_i}{2}, \frac{BGY_i + HGY_i}{2} \right)$

A un moment donné la cellule a une certaine masse m_i , donc, si ρ est sa densité en ce moment, $m_i = \rho \times S_i$.

Puisqu'il est possible de choisir des unités de surface convenables, on peut faire $\rho = 1$ et l'appeler la densité initiale.

1.5. Croissance des cellules

Dans la suite du texte l'ensemble des substances de croissance, inclus les facteurs trophiques, sera appelé "nourriture".

Lorsqu'il y a apport de matière et alimentation, la densité de la CO_2 augmente de $\Delta\rho_i$. Cela implique l'établissement d'un nouveau flux métabolique et l'installation d'un nouveau régime.

La nouvelle masse sera $m'_i = (\rho + \Delta\rho_i) \times S_i$.

La cellule grandit, et lorsqu'elle occupe une nouvelle surface S'_i sa densité est ramenée à ρ et, à ce moment, $m'_i = \rho \times S'_i$.

Si on appelle λ_i le facteur de croissance en largeur et μ_i le facteur de croissance en hauteur, la nouvelle largeur est $\lambda_i L_i$, la nouvelle hauteur est $\mu_i H_i$ et $S'_i = \lambda_i L_i \times \mu_i H_i$.

Ces facteurs de croissance λ_i et μ_i , propres à chaque cellule, sont obtenus par le rapport des densités $(\rho + \Delta\rho_i)/\rho$, ou, ce qui est équivalent, par

$$\lambda_i \mu_i = \frac{\frac{m'_i}{S'_i}}{\frac{m_i}{S_i}} = \frac{\frac{m'_i}{S'_i}}{\frac{m_i}{S_i}} = \frac{S'_i}{S_i} = \frac{m'_i}{m_i}$$

Une des deux inconnues de l'équation $\lambda_i \mu_i = 1 + (\Delta\rho_i/\rho)$ sera déterminée de façon quasi arbitraire et la valeur de l'autre inconnue en dépendra par cette relation.

S'il n'y a qu'une seule cellule, sa forme d'origine est carrée et elle grandit en la conservant avec $\lambda_i = \mu_i$.

Les cellules qui par la suite seront sur la nervure médiane, n'ayant pas de contraintes, grandiront aussi avec des facteurs λ_i et μ_i égaux.

Il se peut que dans la nature ceci ne soit pas tout à fait vrai, car ces cellules peuvent subir les contraintes de la croissance des cellules situées de l'autre côté de la nervure médiane.

Par contre, lorsqu'une cellule est entourée par d'autres, la liberté de sa croissance est conditionnée par celles-ci.

Une CO_h qui se trouve entre deux nervures latérales principales, qui servent comme référence aux sources de nourriture, restera tout au long de sa vie entre ces deux nervures.

Soit $\lambda_h \mu_h$ le rapport des densités de la CO_h . μ_h est calculé en fonction de la moyenne des facteurs μ des CO situées sur la nervure médiane.

λ_h est calculé ensuite en fonction de la valeur de μ_h .

Ainsi le facteur λ est déterminant pour la forme de la région entre les nervures qui entourent la cellule et, en conséquence, pour la forme de la feuille toute entière.

Donc, la position de la CO dans le limbe, et plus particulièrement sa position par rapport aux sources de nourriture, est un des éléments qui entrent dans le calcul des facteurs de croissance λ et μ .

Lorsqu'une cellule vivante est adulte, et ce n'est pas une question de sénescence, elle n'absorbe plus que la nourriture dont elle a besoin pour sa vie et ses fonctions.

Si la CO_i n'accepte de la nourriture que pour "subsister", $\Delta p_i = 0$ et $\lambda_i \mu_i = 1$, ce qui implique $\lambda_i = \mu_i = 1$ et la CO_i ne grandit plus, i.e., il n'y a aucune variation des dimensions de la CO_i . Au moment où il en est de même pour toutes les CO , la forme de la feuille est sa forme définitive.

Le phénomène de "non-nécessité" des substances de croissance est simulé à l'aide d'une limite concernant l'âge des cellules. Au delà de cette limite $\lambda_i = \mu_i = 1$, indépendamment de la localisation de la cellule. Ainsi l'âge est l'autre élément qui détermine les facteurs de croissance λ et μ .

BUIS, LARPENT et AUVITY (1974) ont étudié certains de ces faits concernant la croissance.

La valeur moyenne du facteur de croissance μ mentionné plus haut,

est inspirée de BUIS, BRIERE et LARPENT (1976) qui ont analysé le rôle de 4 facteurs d'origine apicale responsables des relations croissance-ramification dans le cas du protonéma de *Ceratodon purpureus*, ainsi que l'effet d'un autre facteur d'origine basale.

1.6. La fonction d'alimentation $\Delta\rho$

Quand on dit qu'il y a injection de matière on considère que cette matière provient non seulement des éléments absorbés par les racines de la plante mais aussi de celle qui est élaborée par les cellules (ces de la photo-synthèse) et échangée via les nervures, bien que cette dernière ne soit pas explicitée d'une autre façon dans le modèle.

Soit $\Delta\rho(CO_i) = \Delta\rho_i$ la quantité de nourriture susceptible d'être "profitée" par une CO donnée, abstraction faite de son âge et de la quantité de nourriture nécessaire pour conserver la densité initiale ρ .

Dans ce modèle $\Delta\rho_i$ est fonction inverse de la distance du centre de gravité c_i de la CO_i à quelques points privilégiés : les sources de nourriture. S'il n'y en a que 2, situés à la base et au sommet du limbe, la valeur de $\Delta\rho$ pour chaque CO_i dépend de la distance de c_i à ces sources. S'il y en a davantage, et jusqu'à 20 sources sont admissibles par programme, la valeur de $\Delta\rho_i$ dépend seulement de la distance de c_i aux deux points source les plus proches.

Soient k et $k+1$ les points source les plus proches du centre de gravité c_i (Figure 4). On a

$$\Delta\rho_i = \frac{a_k}{d_{i,k}} + \frac{a_{k+1}}{d_{i,k+1}}$$

où $d_{i,k}$ est la distance de c_i au point k et $d_{i,k+1}$ sa distance de c_i au point $k+1$. a_k et a_{k+1} sont des nombres réels appartenant à un intervalle $[1, 1+a]$.

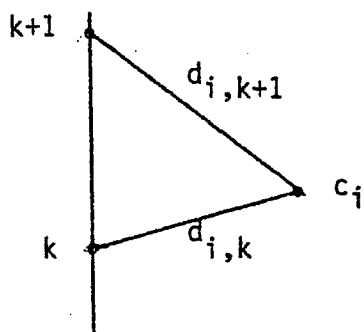


FIGURE 4

Les coefficients a_k et a_{k+1} pèsent dans la vitesse de croissance de chaque cellule et ainsi, dans sa division éventuelle, et globalement dans la vitesse d'accroissement du nombre des cellules.

a , et donc a_k et a_{k+1} , doit être suffisamment grand pour qu'il y ait division de quelques CO à chaque itération et tel que les CO ne se divisent pas toujours en 4 dans la même itération. a_k et a_{k+1} ne sont pas forcément les mêmes pour toutes les CO.

Ces coefficients sont fixés de manière que, au début du développement le temps moyen de génération des cellules au sens de MALTHUS (1798), c'est-à-dire la période moyenne pendant laquelle la population se double soit égale à une unité.

Au début il y a 2 sources de nourriture, au sommet et à la base. Au fur et à mesure de la croissance de la feuille, des nouvelles sources sont disposées régulièrement le long de la nervure médiane.

Bien entendu, les sources peuvent être disposées différemment et leur influence autre que la proportionnalité inverse à une distance. La loi, ici additive peut être d'un autre type.

Il est nécessaire de noter que la loi de Weber-Fechner fait correspondre à une excitation E une réaction $f(\log E)$, et cette loi pourrait peut-être mieux s'adapter à notre problème.

Si on admet $a_k = 0$, Δp_i dépend seulement de la distance du c_i à un point source, et s'il y a au plus 2 sources, ce point est le sommet du limbe.

De même, si $a_{k+1} = 0$, Δp dépend seulement de la distance du c_i à la base du limbe lorsqu'il y a au plus 2 sources éventuelles de nourriture.

La localisation des sources est connue à chaque instant. Ce sont les origines des nervures principales que nous avons repéré comme entourant une cellule donnée.

On dit que la CO_i est de niveau $k+1$ si l'ordonnée cy_i du c_i est entre les ordonnées des points source k et $k+1$.

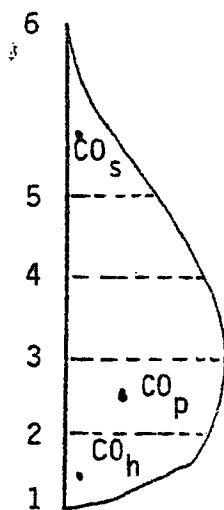


FIGURE 5

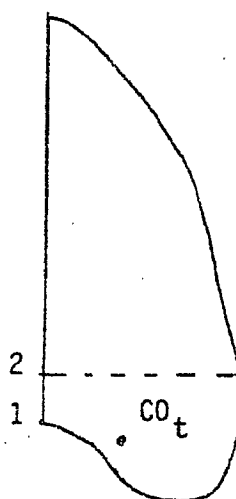


FIGURE 6

Dans la figure 5, la CO_h est de niveau 2, la CO_p est de niveau 3, la CO_s est de niveau 6.

Dans certains types de feuille, il y a des cellules dont l'ordonnée du centre de gravité est inférieure à l'ordonnée du premier point source. Dans ce cas, le niveau de la cellule est 2. Dans la figure 6, la CO_t est de niveau 2.

1.7. Division Cellulaire

La cellule vivante est un champ très complexe d'énergies de plusieurs sortes y compris l'énergie liée à la surface.

Le phénomène de division cellulaire est nécessaire pour garder à peu près constante la relation entre surface et masse et pour restaurer l'équilibre entre l'énergie liée à la surface et les autres énergies du système.

Un résultat immédiat et remarquable de ces principes est la tendance des cellules d'une même région à s'éloigner très peu d'une certaine taille moyenne et par conséquent à avoir une limitation absolue d'étendue.

On peut simuler ces faits en considérant comme fonction du potentiel de la cellule le moment d'inertie par rapport à son centre de gravité, i.e., l'intégrale du produit de l'élément de masse de la CO par le carré de la distance de l'élément au centre de gravité.

Soit w_i le potentiel de la CO_i . (Figure 7).

$$w_i = \int_{m_i} r^2 dm$$

avec $m = \rho S$, donc $dm = \rho dS$ et

$$w_i = \rho \int_{S_i} r^2 dS$$

puisque $\rho = 1$; il vient

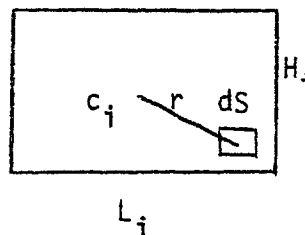
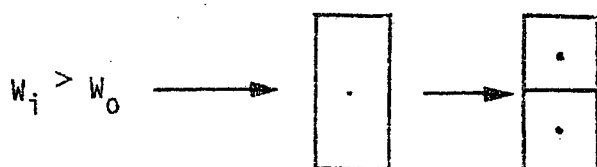


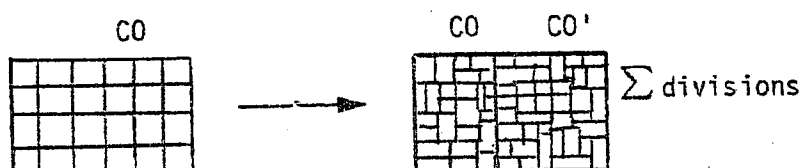
Figure 7

$$w_i = \int_{-\frac{H_i}{2}}^{\frac{H_i}{2}} \int_{-\frac{L_i}{2}}^{\frac{L_i}{2}} (x^2 + y^2) dx dy = \frac{L_i H_i}{12} (L_i^2 + H_i^2)$$

La division a lieu lorsque le potentiel de la CO dépasse un certain seuil w_0 , ce qui tient compte à la fois de sa taille et de sa forme.



Ceci modélise l'ensemble des mitoses des cellules biologiques décrites par la CO. En biologie nous avons plutôt un schéma comme le suivant :



En conséquence, "division d'une CO" signifie "résultante de la division des cellules biologiques décrites par la CO".

Le seuil du potentiel, w_0 , est fixé dans le modèle de manière que le tableau nécessaire pour le graphe de la feuille encombre le moins possible la mémoire et que le graphe reste lisible. Mais il n'a pas d'incidence dans le problème morphogénétique.

La division se fait perpendiculairement à la plus grande dimension. Autrement dit, lorsque la cellule vivante se divise, les deux noyaux résultants se situent sur l'axe le plus long en préservant un certain équilibre.

Une nouvelle frontière se forme et sépare les deux noyaux. Les tailles des nouvelles cellules ne sont pas forcément égales.

Il est évident que cette inégalité conduit à un décalage dans le temps nécessaire pour atteindre la surface seuil et en conséquence leurs nouvelles divisions ne seront pas probablement simultanées.

LÜCK H.B. et LÜCK J. (1976,1977) ont étudié le comportement de l'algue *Chaetomorpha Linum* et en ce qui concerne la mitose ils ont conclu que lorsque une nouvelle cloison se forme dans la cellule "mère", délimitant ainsi deux cellules "filles" de largeurs inégales, la plus grande se situe du côté de la cloison la plus "âgée" de la cellule mère.

MITCHISON et WILCOX (1972) ont étudié le comportement de l'algue bleue *Anabaena*. Dans cette algue, si une cellule est la cellule fille à gauche (resp. à droite) d'une division, lors de sa propre mitose sa fille à gauche (resp. à droite) sera la plus petite des nouvelles cellules. De telle sorte que, au bout d'un certain temps, les cellules sont disposées comme dans la figure 8, où la flèche part de la cloison plus récemment formée.

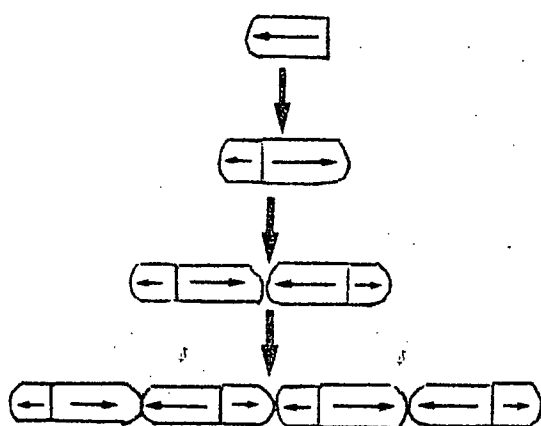


FIGURE 8

BROWN (1976), DALE (1976) et LYNDON (1976) ont largement étudié la division cellulaire dans les plantes plus complexes. Ils n'ont pas défini d'âge pour les cloisons ni déterminé un côté où la nouvelle cloison se forme de préférence.

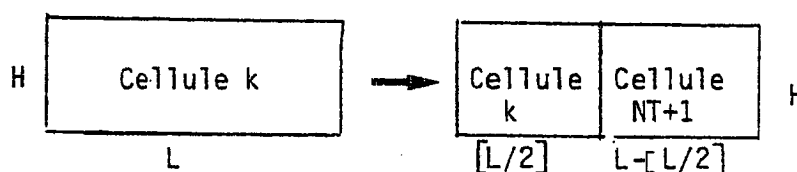
Dans ce modèle, après division, la numérotation des nouvelles cellules, implantées dans la place occupée par la CO qui se divise, est telle que la CO située la plus à gauche, ou la plus basse, dans le système de coor-

données garde le numéro de son "ancêtre", et l'autre porte le numéro $NT+1$, NT étant le nombre total des CO de la demi-feuille au moment de la division.

L'expression des coordonnées des sommets de la CO par des nombres entiers s'adapte bien à cette division.

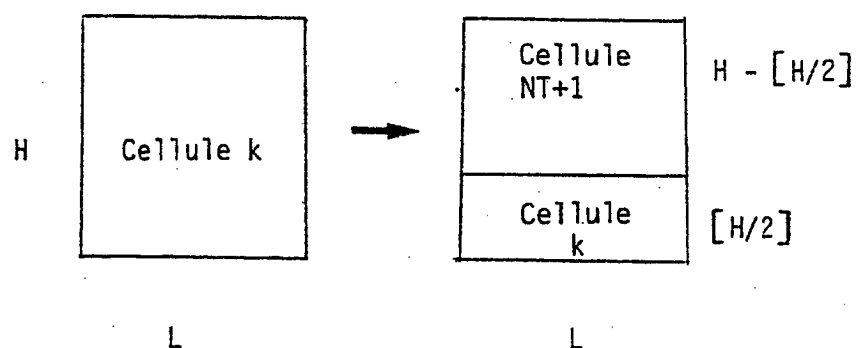
Soit, par exemple, la cellule opérationnelle k , de hauteur H et largeur L . Après division, il vient

CAS 1 : $L > H$



où $[L/2]$ est la partie entière de $L/2$. La nouvelle frontière est perpendiculaire à l'axe horizontal.

CAS 2 : $L < H$



La nouvelle frontière est perpendiculaire à l'axe vertical.

CAS 3 : $L = H$

La numérotation et la localisation de la nouvelle frontière se font comme dans le CAS 2.

Si dans le CAS 1, L (resp. CAS 2 et 3, H) est pair, les CO issues de la division ont des largeurs (resp. hauteurs) égales, cas plausible aussi dans la nature.

En cas d'inégalité, la CO la plus petite est donc la plus à gauche, ou la plus basse.

REMARQUE : On peut faire intervenir dans la division une probabilité telle que la cellule la plus petite ne soit pas forcément la plus basse ou la plus à gauche. Ceci ne serait contraire à aucune théorie et ne pose aucun problème dans le modèle.

1.8. Age des Cellules et Etat Stationnaire

L'âge d'une cellule est lié au nombre de divisions de ses ancêtres. Le décalage dans le temps nécessaire pour atteindre la surface seuil de division des deux cellules issues d'une, induit des différences d'âge dans les lignées cellulaires. Ce décalage se répercute dans le clone cellulaire.

Dans le modèle, à la naissance, la CO a "l'âge" de la CO "mère" plus 1.

A partir d'un certain nombre de divisions les besoins de nourriture sont diminués et la CO ne grandit plus.

Le nombre de mitoses des cellules d'une feuille est un nombre moyen plutôt que un maximum absolu. Et ce n'est pas le même dans toute la feuille. On est ainsi naturellement amené à distinguer dans le modèle les régions basale, médiane et apicale et à fixer une limite d'âge propre à chaque région.

Il se peut que dans la région apicale, par exemple, les mitoses aient cessé et qu'il y en ait encore dans la région basale, comme il se passe sur *Xanthium*.

Si la taille de la CO est telle que son potentiel est supérieur au seuil W_0 , mais en même temps la limite d'âge est atteinte, la CO ne se divise plus. La taille de la CO excède un peu la taille moyenne et l'état de la CO devient stationnaire.

1.9. Différenciation

Dans tous les organismes vivants les cellules se divisent et croissent et beaucoup d'entre eux montrent une différenciation, i.e., des cellules originaires du même génotype peuvent différer non seulement en taille mais aussi dans leur structure et leur activité.

Les processus de division, croissance et différenciation sont distincts et peuvent être étudiés séparément, mais les relations entre eux sont très complexes.

Probablement l'aspect le plus significatif de la différenciation est que la cellule est libérée des restrictions imposées par la nécessité de se diviser, au moins provisoirement.

Les cellules différenciées vont acquérir les caractères morphologiques propres à leurs fonctions ou à leur genre de vie.

Les divisions cellulaires inégales sont un facteur important de la différenciation.

Les paramètres utilisés dans le modèle ne semblent pas suffisants pour décrire la différenciation.

L'ensemble des cellules qui forment par exemple les nervures ne sont pas distinguées des autres cellules du limbe.

Si on suppose la différenciation des nervures plus tardive que la modélisation et "nervure" signifie "trajet procambial ou future nervure", il est possible de distinguer les "points préférentiels situés à l'origine des nervures principales" qui sont dans le modèle des "points sources de nourriture".

Une fois que leurs divisions ont cessé, les cellules qui bordent la feuille peuvent devenir plus grandes que la moyenne.

La tentation est grande de modéliser la différenciation en utilisant l'état stationnaire. Mais le processus de différenciation est réversible et après quelques modifications la cellule peut se diviser encore.

Naturellement une cellule différenciée peut arriver à un état stationnaire comme les autres.

En ce qui concerne la différenciation, je préfère pour l'instant avouer une lacune dans le modèle que faire une simulation peu fondée.

DYER (1976) a étudié les modifications et "erreurs" de la division cellulaire en relation avec la différenciation.

1.10. Vitesse de Croissance

L'activité mitotique, nombre et rythme des divisions cellulaires, dépend du type de tissu et du type de feuille.

Cette activité est liée aux valeurs prises par la fonction d'alimentation Δp pour les CO des feuilles de chaque espèce.

La description de Δp comporte des coefficients a_k et a_{k+1} dont les valeurs font que la CO devient plus ou moins vite suffisamment importante pour se diviser.

Si on regarde la croissance globale de la jeune feuille comme étant approximativement exponentielle, on a

$$N = N_0 e^{Rt}$$

où N est le nombre de CO présents après le temps t , N_0 le nombre initial de CO au temps t_0 et R la vitesse relative, ou spécifique, d'augmentation du nombre de CO. D'où :

$$\ln N = \ln N_0$$

On a aussi :

$$R = \frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$$

et dans l'intervalle $[t_1, t_2]$ la valeur moyenne de la vitesse relative de croissance est donnée par

$$\tilde{R} = \frac{\ln N_2 - \ln N_1}{t_2 - t_1}$$

Ce résultat est applicable indépendamment de la relation entre N et t .

Lorsque la croissance est exponentielle les valeurs de \tilde{R} sont constantes, et pour le cas $N_2 = 2 N_1$ on a

$$t = \frac{\ln 2}{R}$$

avec t le temps moyen de génération des cellules qui est constant pour les valeurs constantes de R .

D'où, lorsque l'incrément du nombre de cellules est exponentiel le temps moyen de génération des cellules est aussi constant. Mais une relation exponentielle peut être vérifiée si une proportion constante de cellules, pas nécessairement toutes, continue à se diviser, ou si une proportion variable se divise par exemple deux fois de suite (pendant la même itération dans le modèle).

Dans le premier cas, le rapport entre le temps de génération des cellules -pour les cellules que se divisent- et le temps moyen de génération des cellules est constant, mais il n'en n'est pas ainsi dans le deuxième cas.

Donc, l'analyse de cette croissance exponentielle exige une information sur la proportion des cellules qui se divisent et l'augmentation du nombre de cellules particulier à chaque itération, plutôt que des valeurs moyennes.

Dans le modèle l'augmentation du nombre des CO a lieu sans aucune interférence tant qu'il y a des points source de nourriture à engendrer, c'est-à-dire au début du développement.

Après, lorsque l'âge des CO intervient, certains CO qui autrement se diviseraient ne le font pas. Par conséquent, le taux d'augmentation du nombre de CO décroît graduellement et tend vers zéro.

Après analyse des résultats on a que la proportion p des CO qui se divisent à chaque itération ($t = 1$) est une fonction négative du temps telle que

$$p = \frac{1}{1 + e^{Bt}}$$

comme les fonctions suggérées par VERHULST (1838), où B est une constante comprise entre 0 et 1.

Le développement de e^x étant

$$e^x = 1 + \frac{x^1}{1!} + \frac{x^2}{2!} + \dots, \text{ on a } e^{Bt} \approx 1 + Bt$$

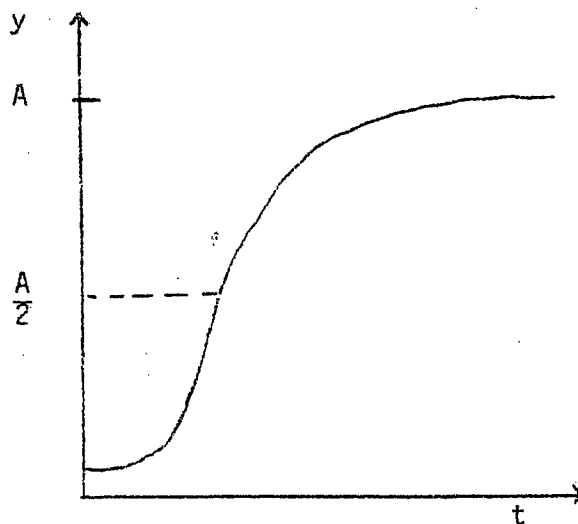
et alors les valeurs de p doivent être toujours inférieures à 0.5, c'est-à-dire moins de 50 % de la population présente au début de l'itération va se diviser.

Puisque la valeur maximum de p est 1, la fonction

$$p = \frac{1}{e^{Bt}}$$

satisfait également aux conditions du modèle.

Après l'arrêt général de la croissance, c'est-à-dire lorsque le nombre de CO de la feuille ne peut plus augmenter, on a une courbe comme celle de la Figure 9, qui correspond à la fonction $y = A/(1 + e^{-a_0 + a_1 t})$ où A est la taille de la population lorsque celle-ci ne grandit plus, qui est une sigmoïde à point d'inflexion $y = A/2$, courbe qui a été déduite des expériences réalisées sur *Mirabilis Jalapa* L. par BARTHOU (1978) et sur *Cannabis sativa* par LACOMBE (1978).



Courbe de l'augmentation
du nombre des cellules

FIGURE 9

Lorsque la plante n'est pas cultivée dans des conditions normales, la courbe de croissance globale de la feuille est moins régulière que celle de la Figure 9. Ce cas a été étudié par MARCELLIN-SALDAÑA (1979) sur des jeunes plantes de Maïs.

Dans un organisme quelconque la vitesse de la croissance est fonction de l'âge. Le maximum est atteint dans la première étape de la vie. Après la courbe décroît doucement (Figure 10).

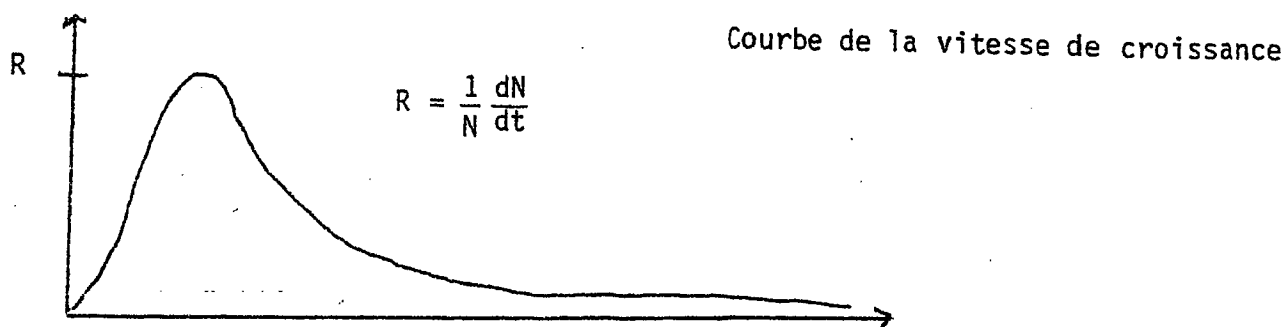


FIGURE 10

Tard dans la vie, lorsque l'organisme devient plus petit par des circonstances diverses, la vitesse de croissance devient négative.

Ceci est équivalent à permettre aux facteurs de croissance de prendre des valeurs dans l'intervalle $[0, 1)$ et aux cellules de rétrécir ou de disparaître. Mais ce n'est pas le cas dans le modèle.

Le processus de croissance dans la feuille est considéré irréversible. La taille maximale ne peut pas diminuer.

1.11. Rôle de la Vitesse de Croissance dans le Problème Morphogénétique

Dans un organisme le changement de la forme peut être une conséquence d'un changement de grandeurs (masse, surface, ...) et, puisque le mouvement de la matière est fait dans un laps de temps, on est amené à déterminer l'incidence de la vitesse de croissance sur la forme de la feuille dans le modèle.

La forme des CO résultantes de la division est indépendante de la vitesse à laquelle la CO atteint la taille qui permet la division -et aussi indépendante du seuil en jeu pour la division-, en conséquence, sur l'unité morphogénétique la vitesse de croissance n'est pas significative.

Chaque région de la feuille peut avoir une vitesse de croissance spécifique.

On observe dans le modèle que l'âge moyen des CO est atteint à peu près en même temps par la plupart des CO d'une même région. Ainsi, l'arrêt de croissance se fait par blocs de CO et non pas une à une.

Les résultats obtenus par le programme montrent que si une région A a une vitesse de croissance nettement supérieure à celle d'une région B, la région A s'arrête de grandir plus vite que la région B et tandis que B continue sa croissance, les changements opérés en A sont négligeables.

La forme finale de A plus B est sensiblement la même que la forme obtenue lorsque les vitesses de croissance de A et B restent voisines.

La vitesse de croissance, région par région, n'a donc pas trop d'incidence dans la forme finale.

Considérons maintenant le rapport des vitesses de croissance globale à des temps différents.

Si ce rapport est constant même si la feuille grandit globalement, sa forme reste la même ; si le rapport change, des modifications dans la forme de la feuille ont été opérées.

1.12. Trajectoire des Cellules

Durant la croissance de l'ensemble des CO, la localisation de chaque CO est modifiée non seulement à cause des nouvelles dimensions prises pendant son accroissement mais aussi à cause des déplacements subis par les CO qui l'entourent.

La trajectoire suivie par la CO pendant ces mouvements est donnée par les coordonnées d'un point de la CO tout au long de sa vie.

La Figure 11 représente les trajectoires des 10 premières CO enregistrées par l'algorithme de morphogénèse pendant les 10 premières itérations, dans un cas particulier, à partir de l'apparition des CO comme élément de la feuille.

Comme repère de la trajectoire on a pris pour chaque CO le sommet bas gauche, dont les coordonnées sont dans le tableau annexé à la Figure 11.

On observe que les CO situées sur la nervure médiane, 1, 2, 5 et 7, y restent tout au long du développement de la feuille.

Les courbes ne se coupent pas dans l'espace. Leur allure est sigmoïdale. La trajectoire de la CO₁, étant une droite, satisfait de façon triviale aux observations sur les sigmoïdes.

Les points d'inflexion des sommets dont les abscisses sont égales présentent un certain alignement. Observer, par exemple, les trajectoires des CO 1, 5, 2 et 7.

Les CO₂ et CO₆ sont dans la bordure de la feuille et peuvent se déplacer vers le bas.

A cause de la symétrie, il est évident que les CO situées à égale distance de la base et du sommet du limbe garderont toujours cette équidistance, ce qui permet de "compléter" le graphe de la feuille, et qui est fait dans quelques exemples.

Ces trajectoires calculées s'accordent bien avec les trajectoires obtenues par des intéressantes expériences réalisées sur *Nicotiana Tabacum* L. par JEREMIE, CUSSET et BARJOLLE (1977).

Cette constatation, faite a posteriori, permettrait de penser que l'algorithme de morphogénèse représente bien la réalité.

TABLEAU DES TRAJECTOIRES DES CELLULES 1 A 10.

TOUR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
CELL										
1	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.	0.
2	0.	2.	0.	3.	0.	5.	0.	8.	0.	13.
3	0.	0.	3.	0.	5.	-1.	7.	-2.	10.	-3.
4	0.	0.	3.	3.	5.	3.	7.	4.	9.	5.
5	0.	0.	0.	0.	0.	3.	0.	4.	0.	6.
6	0.	0.	0.	0.	3.	0.	4.	-1.	5.	-2.
7	0.	0.	0.	0.	0.	5.	0.	12.	0.	19.
8	0.	0.	0.	0.	3.	5.	4.	8.	5.	11.
9	0.	0.	0.	0.	5.	1.	7.	1.	10.	1.
10	0.	0.	0.	0.	5.	6.	7.	7.	9.	10.

Voici les trajectoires :

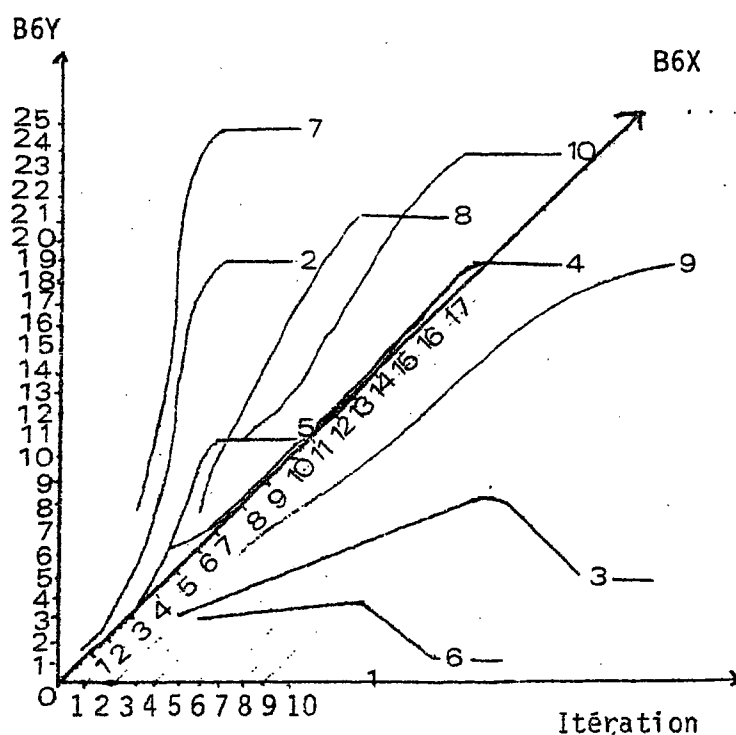


FIGURE 11

CHAPITRE 2. L'ASPECT INFORMATIQUE

2.1. Organigramme de l'algorithme de morphogénèse

La description du modèle a été faite jusqu'à présent de façon à souligner les observations biologiques qui lui ont servi de base et les quelques conclusions auxquelles on est arrivé après l'étude des résultats.

Nous allons nous pencher sur l'aspect informatique du modèle.

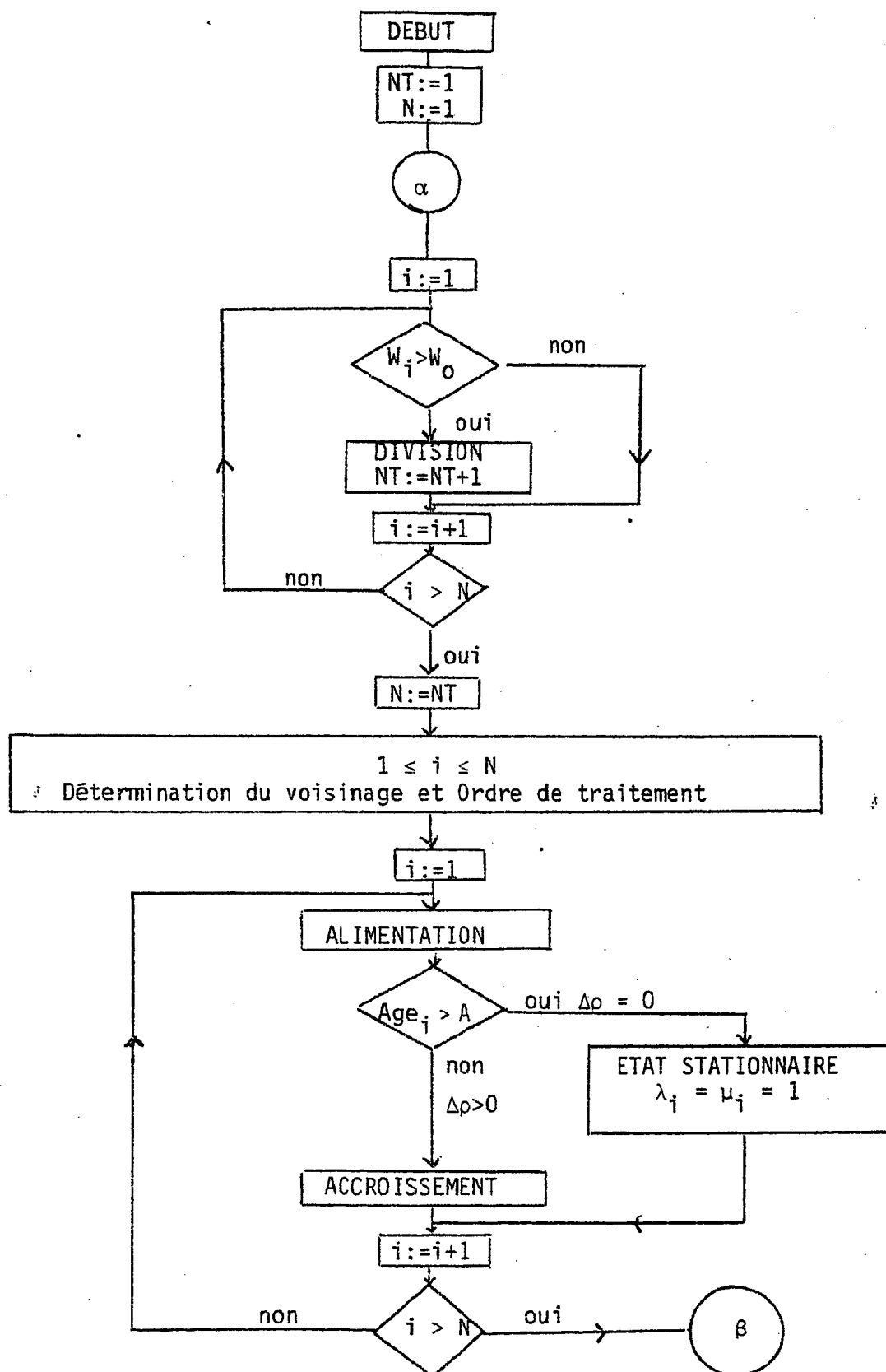
La première partie de l'organigramme ci-joint, i.e., les chemins allant du DEBUT à β hormis la boucle concernant la détermination du voisinage et l'ordre de traitement, est la synthèse de ce qui a été exposé au Chapitre 1.

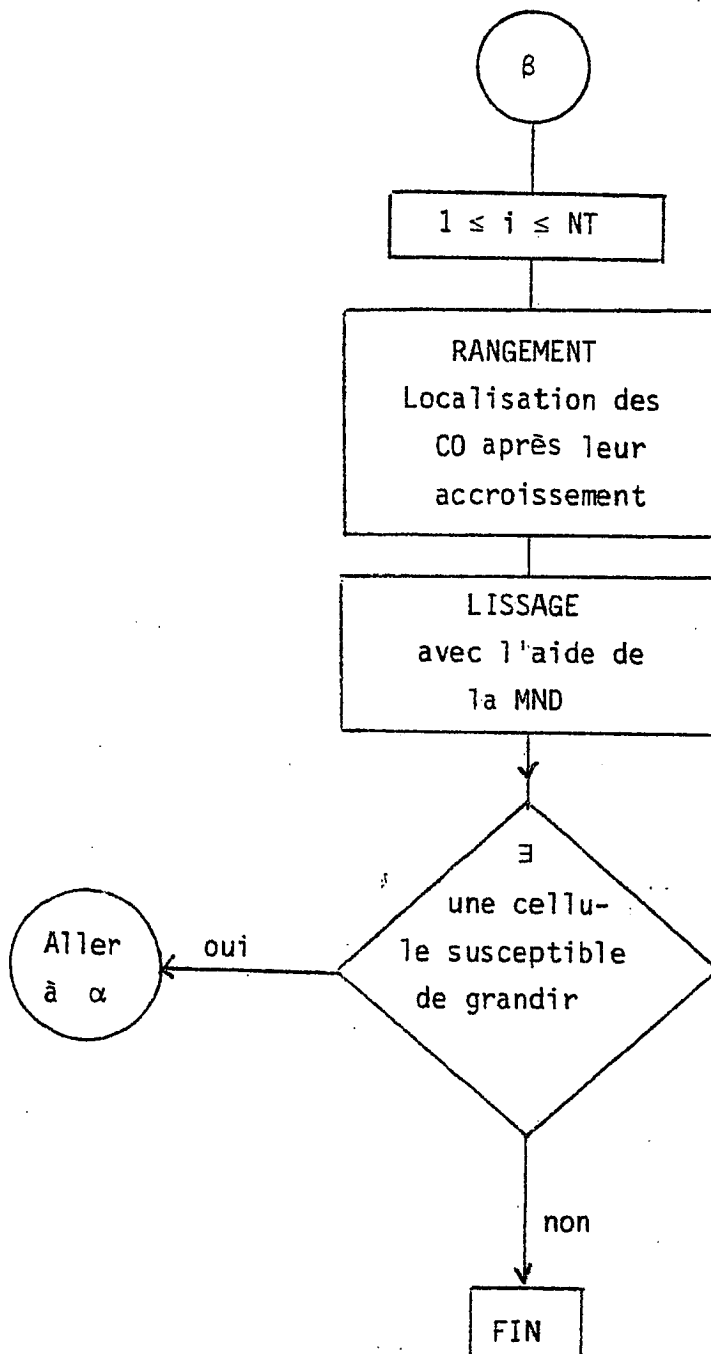
La deuxième partie, i.e., les chemins allant de β à la FIN, correspond à ce qui sera dit au Chapitre 2, où il sera aussi question du voisinage et l'ordre de traitement.

Commentaire sur l'organigramme :

- NT : Nombre total de CO à chaque instant.
- N : Nombre de CO en jeu au cours de chaque boucle.
- W_0 : Seuil du potentiel.
- W_i : Potentiel de la CO_i .
- Age : Nombre de divisions d'une CO à un moment donné.
- A : Limite d'âge d'une CO.
- λ_i : Facteur de croissance en largeur de la CO_i .
- μ_i : Facteur de croissance en hauteur de la CO_i .
- MND : Méthode des Nuées Dynamiques.

Croissance individuelle



Croissance globale

2.2. Traitement des cellules. Voisinage et ordre

Traiter une CO_i c'est déterminer son accroissement, sa nouvelle forme, sa nouvelle localisation dans l'espace et sa division éventuelle.

Au début, le nombre total de CO, NT, est 1, comme il a été déjà dit.

La densité initiale ρ de la CO_i , $i = 1$, est augmentée de $\Delta\rho_i$ ce qui lui permet de grandir jusqu'à avoir une surface S_i suffisamment importante pour donner naissance à CO_i et CO_{NT+1} , et cela jusqu'à ce que CO_i ait atteint le nombre moyen des divisions permises dans sa région.

Le nombre d'éléments de l'ensemble des CO augmente pendant les itérations nécessaires pour que toutes les CO aient l'âge limite. A ce moment là, l'évolution de la forme de la feuille sera terminée et le programme s'arrêtera.

L'ensemble de CO est de cardinal fini, non hiérarchique, en mouvement.

Lorsqu'il y a plus de 1 élément on établit une relation de voisinage.

CO_k et CO_h , $k \neq h$ sont des CO voisines si elles ont en commun une frontière ou une partie de frontière.

Une CO est, en général, entourée de voisines mais les CO qui bornent la feuille ne le sont pas complètement.

Les CO sont orientées.

CO_g sera dite voisine à gauche de CO_i si la frontière commune est du côté gauche de CO_i et, alors CO_i est voisine à droite de CO_g .

CO_b sera dite voisine en bas de CO_i si la frontière commune est du côté inférieur de CO_i et, alors CO_i est voisine du haut de CO_b .

CO_p sera dite voisine ponctuelle de CO_i si la frontière commune est réduite à un sommet.

Dans une même région, l'écart entre les tailles des CO n'est pas très grand. Ainsi, on admet au plus 3 voisines à gauche de CO_i , 3 voisines en bas de CO_i et éventuellement une voisine ponctuelle à gauche et en bas, pour chaque CO_i .

Or, si l'écart entre les tailles des CO était plus important et demandait un nombre plus élevé de voisines, la mémoire de l'ordinateur serait légèrement plus encombrée mais le temps de calcul resterait presque le même.

Au fur et à mesure de l'accroissement des CO leur position dans l'espace se modifie à cause de leur propre déplacement et celui des CO voisines. Ceci est appelé rangement dans l'algorithme. Le voisinage de chaque CO est susceptible de modifications lors de ces déplacements.

Les nouvelles CO engendrées par l'algorithme sont numérotées de manière à conserver la numérotation des CO déjà présentes et toutes les données qui leur sont liées. Cela permet d'épargner un temps d'ordinateur qu'une autre numérotation ferait perdre.

Mais cette numérotation ne correspond pas à l'ordre dans lequel nous allons les traiter.

Etant donné que la croissance est admise en 2 directions seulement, l'ordre de traitement de l'ensemble des CO est basé sur le fait naturel qu'une cellule peut être traitée si et seulement si ses voisines à gauche et en bas ont été traitées.

Autrement dit, avant de calculer l'accroissement et la nouvelle localisation d'une CO nous devons savoir jusqu'où elle a été "repoussée" par ses voisines et les contraintes qui lui seront imposées.

Il est évident que la première CO traitée sera la première CO dans

la numérotation établie qui n'a pas de voisine à gauche ni de voisine en bas.

La CO voisine ponctuelle de CO_i ne sera considérée que'exceptionnellement car du fait qu'elle est voisine à gauche d'une voisine en bas de CO_i elle aura été traitée avant de s'occuper de CO_i .

Fixer l'ordre de traitement suppose donc la connaissance du voisinage de chaque élément et le voisinage est défini sur un ensemble "net" de CO, c'est-à-dire sans superposition ni espaces vides ou cassures entre elles.

Mais cette situation peut se produire à cause de la croissance inégale des CO et de la restriction sur leur forme toujours rectangulaire.

Si c'est le cas, on efface les frontières des CO tout en gardant leurs centres de gravité et on reconstitue les frontières à l'aide de la méthode des Nuées Dynamiques.

Les notions de Topologie utilisées ici répondent aux définitions usuelles. Voir par exemple CHOQUET (1973).

2.3. La méthode des Nuées Dynamiques appliquée à la morphogénèse

2.3.1. Préambule

La méthode des Nuées Dynamiques de DIDAY (1971) est largement appliquée en classification automatique sur des grands tableaux.

L'ordre de traitement des CO dans l'algorithme de morphogénèse dépend de la localisation des CO au début de chaque itération et peut être bouleversé à la fin de l'itération comme conséquence du mouvement des CO résultant de leur accroissement.

Si la situation après accroissement est telle que l'ordre de traitement ne peut pas être rétabli car il y a des superpositions ou des espaces vides entre les CO, on fait appel à la méthode des Nuées Dynamiques, qui s'avère tout à fait adéquate pour résoudre notre problème.

En effet, l'idée de la MND (Méthode des Nuées Dynamiques) est la suivante ; étant donné un ensemble d'objets à classer, on choisit un ensemble de noyaux et, à l'aide d'une distance, on fait une classification des objets. Ensuite on recalcule les noyaux et, avec la même distance, on refait la classification jusqu'à obtenir une solution stable.

La MND est appliquée ici dans le cas continu qui n'est pas habituel.

2.3.2. La méthode des Nuées Dynamiques

Soit E l'ensemble à classer.

La MND consiste à se donner une fonction de représentation g qui associe à une partition de E un ensemble fini de noyaux, et une fonction f qui associe les éléments de E à une partition. On applique de manière alternative les fonctions g et f à partir d'un choix initial des noyaux. Un critère d'optimisation contrôle le déroulement de l'algorithme issu de la MND.

Le problème fondamental est défini à l'aide de la notion de représentation suivante :

Définition

On dit que E est muni d'une structure de représentation si on lui associe un ensemble L et une application D de $E \times L$ dans \mathbb{R}^+ .

L est l'espace de représentation ; chacun de ses éléments est une "représentation" ; si $(x, l) \in E \times L$, $D(x, l)$ est appelé mesure de ressemblance de l'objet x à la représentation l .

2.3.3. L'application de la MND

Dans l'ensemble des points du plan, \mathbb{R}^2 , on a k points privilégiés qui sont les centres de gravité des CO dont on a effacé les frontières.

Les frontières de la CO (voir 1.4.) sont sa frontière au sens topologique du terme.

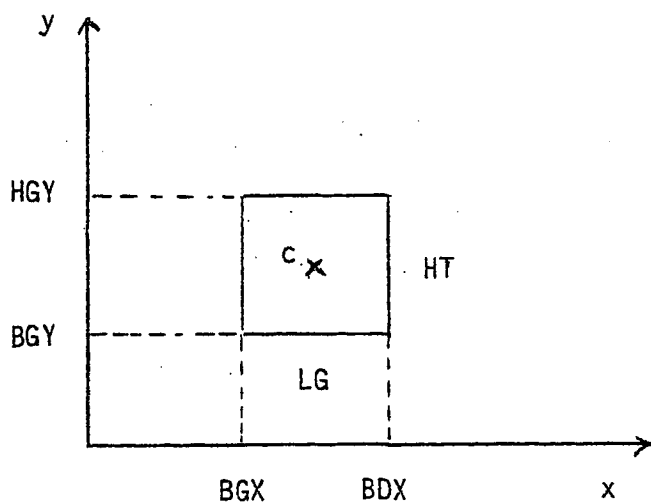
\mathcal{F} dénote dans ce qui suit la feuille opérationnelle, c'est-à-dire la feuille constituée des cellules opérationnelles, et pour alléger la notation on va utiliser le symbole E_i pour la cellule opérationnelle i . Pour éviter des ambiguïtés la largeur sera notée LG et la hauteur HT.

Soit l'ensemble des cellules opérationnelles $\{E_j, 1 \leq j \leq k\}$, E_j étant un pavé fermé de \mathbb{R}^2 , donc un espace compact et connexe.

Soit F_j l'ensemble des variables, pas forcément minimal, qui caractérise E_j . Soit

$$F = \bigcup_j F_j.$$

$F_j = \{\text{Abscisse de la frontière gauche, abscisse de la frontière droite, ordonnée de la frontière inférieure, ordonnée de la frontière supérieure, centre de gravité, largeur, hauteur, ensemble des voisines à gauche, ensemble des voisines en bas}\}.$



Ainsi pour E_j on a :

Abscisse frontière gauche: BGX_j

Abscisse frontière droite: BDX_j

Largeur : $LG_j = BDX_j - BGX_j$

Ordonnée frontière inférieure : BGY_j

Ordonnée frontière supérieure : HGY_j

Hauteur : $HT_j = HGY_j - BGY_j$

Centre de gravité : $c_j = (cx_j, cy_j)$ (comme en 1.4)

Ensemble de voisines à gauche : $VG(E_j)$, défini en 2.2.

Ensemble de voisines en bas : $VB(E_j)$, défini en 2.2.

AVANT l'accroissement des cellules on a :

$$\mathcal{F} = \bigcup_{j=1}^k E_j \quad (1)$$

$$\forall i, \forall j, \overset{\circ}{E}_i \cap \overset{\circ}{E}_j = \emptyset \quad (2)$$

$$E_{k+1} = \bigcup_{\mathbb{R}^2} \mathcal{F} \text{ connexe} \quad (3)$$

où $\overset{\circ}{E}$ dénote l'intérieur de l'ensemble E .

APRES l'accroissement des cellules et leur rangement on peut avoir la situation :

$$\mathcal{F} = \bigcup_{j=1}^k E_j$$

et les conditions (2) ou (3) NON satisfaites, i.e., il peut avoir des superpositions ou des espaces vides entre les cellules.

Si l'ensemble $\{E_1, \dots, E_k, E_{k+1}\}$ satisfait aux conditions (1), (2), (3), sa situation sera dite optimale.

Ayant gardé les k centres de gravité des k cellules dont on veut reconstituer les frontières, le problème consiste à partitionner les points de \mathbb{R}^2 en $k+1$ classes telles que les conditions (1), (2) et (3) soient satisfaites par $\{E_1, \dots, E_k, E_{k+1}\}$.

Soient

- \mathcal{P} l'ensemble des parties de \mathbb{R}^2
- \mathcal{P}_{k+1} l'ensemble de partitions de \mathbb{R}^2 en $k+1$ classes $\{E_1, \dots, E_{k+1}\}$ telles que

$$\bigcup_{j=1}^{k+1} E_j = \mathbb{R}^2$$

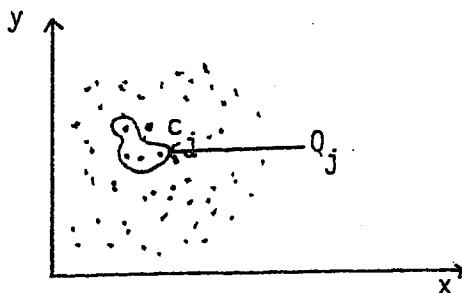
$$\forall j \leq k, c_j \in \overset{\circ}{E}_j$$

et vérifiant les conditions (1), (2) et (3).

Soient

- $C = \{c_j, 1 \leq j \leq k \mid c_j \text{ est le centre de gravité de } E_j\}$
- $Q_j = \{c_i, i \neq j \mid E_i \in (VG(E_j) \cup VB(E_j))\}$ sous-ensemble discret

de \mathbb{R}^2 , constitué par les centres de gravité des cellules voisines à gauche ou en bas de E_j , AVANT la croissance.

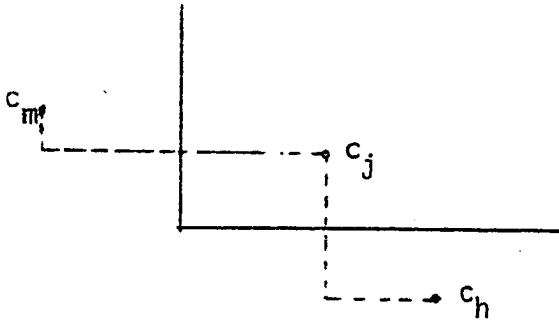


Pour chaque j , $1 \leq j \leq k$, on définit une distance $d : Q_j \times C \rightarrow \mathbb{R}^+$, comme suit :

Pour $c_i \in Q_j$ et $c_j \in C$ on a

$$\begin{cases} d(c_i, c_j) = |cx_j - cx_i| = DG_{ji} & \text{si } E_i \in VG(E_j) \\ d(c_i, c_j) = |cy_j - cy_i| = DB_{ji} & \text{si } E_i \in VB(E_j) \end{cases}$$

A l'aide de cette distance on détermine les frontières des classes E_j , dans l'ordre de traitement établi avant la croissance, de la manière suivante :



Détermination de la frontière gauche de E_j :

$$\text{Soit } DG_{jm} = \min_{E_i \in VG(E_j)} DG_{ji}$$

Abscisse de la frontière gauche de E_j :

$$BGX_j = cx_j - (DG_{jm}/2)$$

Cette frontière devient en même temps frontière droite de toutes les cellules voisines à gauche de E_j .

Détermination de la frontière inférieure de E_j :

$$\text{Soit } DB_{jh} = \min_{E_i \in VB(E_j)} DB_{ji}$$

Ordonnée de la frontière inférieure de E_j :

$$BGY_j = cy_j - (DB_{jh}/2)$$

Cette frontière devient en même temps frontière supérieure de toutes les cellules voisines en bas de E_j .

Les cellules pour lesquelles $VG = \emptyset$ ou $VB = \emptyset$ ont, à la fin, une frontière verticale -ou une frontière horizontale- manquante. Cette frontière sera déterminée par symétrie de l'autre frontière verticale -ou horizontale- par rapport au centre de gravité.

Nous allons définir maintenant les éléments qui permettent le déroulement de la MND dans le cadre de la morphogénèse.

Après la détermination des frontières des cellules opérationnelles par la construction précédente, on recalcule la nouvelle largeur LG_j , la nouvelle hauteur HT_j et le nouveau centre de gravité c_j , pour chaque j .

La représentation que nous associerons à une classe sera une forme rectangulaire, définie par $(\alpha x, \alpha y)$ tel que $\alpha x \cdot LG = \alpha y \cdot HT$ avec $\max \{\alpha x, \alpha y\} = 1$, et son centre de gravité.

Soit \mathbb{L} l'espace de représentations de \mathbb{R}^2 tel que chaque élément l de \mathbb{L} est constitué d'un point p de \mathbb{R}^2 et d'une forme rectangulaire fixée par αx et αy .

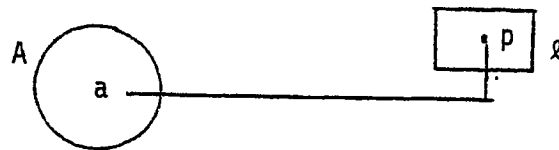
$$l = (p, \alpha x, \alpha y) \in \mathbb{R}^2 \times (0,1] \times (0,1]$$

et $\max \{\alpha x, \alpha y\} = 1$.

Soit $D : \mathcal{P} \times \mathcal{L} \rightarrow \mathbb{R}^+$. La mesure d'adéquation entre l'ensemble $A \in \mathbb{R}^2$ et la représentation ℓ , est $D(A, \ell)$.

Définissons la distance de $a = (ax, ay) \in \mathbb{R}^2$ à $\ell \in \mathcal{L}$, avec $\ell = (p, x, y)$ et $p = (px, py)$ par $D(a, \ell) = \max\{\alpha x | px - ax|, \alpha y | py - ay|\}$.

La mesure d'adéquation entre $A \subset \mathbb{R}^2$ et $\ell \in \mathcal{L}$ est alors $D(A, \ell) = \max_{a \in A} D(a, \ell)$

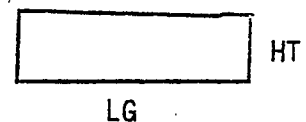


Le minimum de $D(A, \ell)$ est obtenu lorsque p est le centre de gravité de A et ℓ la forme rectangulaire minimale recouvrant A . En particulier, si A est un rectangle, la meilleure forme qui représente A est sa propre forme et $D(A, \cdot)$ est minimum lorsque $\alpha x \cdot LG_A = \alpha y \cdot HT_A$.

Soit la relation $\alpha x \cdot LG = \alpha y \cdot HT$. La condition $\max\{\alpha x, \alpha y\} = 1$ implique :

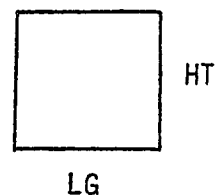
a) Si $LG > HT$

$$\frac{\alpha x}{\alpha y} = \frac{HT}{LG} < 1 \Rightarrow \alpha y = 1 \text{ et } \alpha x = \frac{HT}{LG}$$



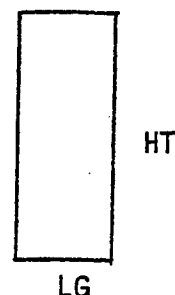
b) Si $LG = HT$

$$\frac{\alpha x}{\alpha y} = \frac{HT}{LG} = 1 \Rightarrow \alpha x = \alpha y = 1$$



c) Si $LG < HT$

$$\frac{\alpha x}{\alpha y} = \frac{HT}{LG} > 1 \Rightarrow \alpha x = 1 \text{ et } \alpha y = \frac{LG}{HT}$$



- Soit $L_k = L \times L \times \dots \times L$, k fois.

On définit une fonction $g : P_k \rightarrow L_k$ dite de représentation telle que $g(P) = L$, avec $p = (E_1, \dots, E_k)$ et $L = (L_1, \dots, L_k)$ tels que pour $1 \leq i \leq k$, $g(E_i) = L_i = (c_i, \alpha x_i, y_i)$ avec $\alpha x_i \cdot LG_i = \alpha y_i \cdot HT_i$ et $\max \{\alpha x_i, \alpha y_i\} = 1$.

Rappelons que $E_{k+1} = \bigcup_{h=1}^k E_h$, donc il n'est pas nécessaire de le représenter explicitement.

En particulier, si A est un pavé de \mathbb{R}^2 , $D(A, g(A)) = \inf \left\{ \frac{LG_A}{2}, \frac{HT_A}{2} \right\}$

Si h est un point inférieur à A , $D(h, g(A)) < D(A, g(A))$.

Si f est un point de la frontière de A , $D(f, g(A)) = D(A, g(A))$

Si t est un point extérieur à A , $D(t, g(A)) > D(A, g(A))$.

On définit maintenant une fonction $f : L_k \rightarrow P_k$ dite d'affectation aux classes de \mathbb{R}^2 , qui à une représentation $L = (L_1, \dots, L_k)$ associe un élément $P = (E_1, \dots, E_k)$ ainsi :

Pour $1 \leq i \leq k$,

$$f(L_i) = \{p \in \mathbb{R}^2 \mid i \neq j, D(p, L_i) \leq D(p, L_j)\}$$

E_i est le pavé minimal recouvrant $f(L_i)$

En cas d'égalité on associe $p \in \mathbb{R}^2$ à la classe de plus petit indice.

Comme précédemment, on définit $E_{k+1} = \bigcup_{h=1}^k E_h$. Mais E_{k+1} n'est pas associée à une représentation de L .

Il faut noter qu'après l'application de f on obtient des recouvrements. Il peut avoir des ensembles E_i et E_j , $i \neq j$, tels que $E_i \cap E_j = \emptyset$.

Si $\overset{\circ}{E}_i \cap \overset{\circ}{E}_j = \emptyset$, la condition (2) est satisfaite.

Si $E_i \cap E_j \neq \emptyset$, la situation obtenue n'est pas optimale selon (1), (2) et (3).

2.3.4. Le problème d'optimisation

Soit W l'application de $\mathbb{P}_k \times \mathbb{L}_k \rightarrow \mathbb{R}^+$ telle que
 $W(P, L) = \max_{1 \leq i \leq k} D(E_i, L_i)$. Autrement dit,

$$W(P, L) = \max_{1 \leq i \leq k} (\max_{p \in E_i} D(p, L_i)).$$

W est appelé CRITERE car elle mesure l'adéquation entre une partition P et la représentation de ses classes, L .

Optimiser W est chercher parmi tous les éléments $(P, L) \in \mathbb{P}_k \times \mathbb{L}_k$ celui qui minimise W .

Un algorithme du type Nuées Dynamiques consiste à partir d'une solution $v_0 = (P^{(0)}, L^{(0)})$ estimée ou tirée au hasard et à optimiser le critère W par itérations successives en L (P fixé) en utilisant la fonction de représentation g , puis en P (L fixé) en utilisant la fonction d'affectation f , jusqu'à l'obtention d'une solution stable. L'algorithme converge vers une solution non-optimale dépendant du tirage de départ. La solution est cependant un optimum local du critère W .

L'algorithme peut se formaliser à l'aide des suites v_n et u_n suivantes :

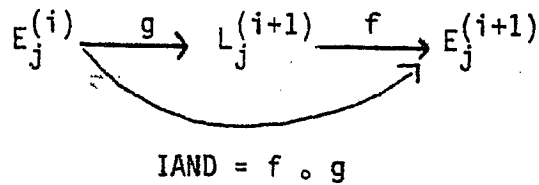
$$v_n = (P^{(n)}, L^{(n)}) \in \mathbb{P}_k \times \mathbb{L}_k$$

$$\text{où } L^{(n)} = g(P^{(n-1)}) \text{ et } P^{(n)} = f(g(P^{(n-1)}))$$

$$u_n = W(v_n).$$

En partant de la situation initiale $v_0 = (p^{(0)}, L^{(0)})$ avec $p^{(i)} = (p_1^{(i)}, \dots, p_k^{(i)})$ et $L^{(i)} = (L_1^{(i)}, \dots, L_k^{(i)})$ nous pouvons calculer les différents termes de la suite, et parler de la convergence et de l'optimalité de la situation v_n telle que pour un N donné, $n > N$ et $v_n = v_{n+1}$.

Pour chaque E_j , $1 \leq j \leq k$, nous avons



IAND = une itération de l'algorithme des Nuées Dynamiques.

Nous avons :

$$\begin{aligned}
 u_{n-1} = W(v_{n-1}) &= W(p^{(n-1)}, L^{(n-1)}) = \max_{1 \leq i \leq k} D(E_i^{(n-1)}, L_i^{(n-1)}) \\
 &= \max_{1 \leq i \leq k} \left(\max_{p \in E_i^{(n-1)}} D(p, L_i^{(n-1)}) \right)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 v_n = W(v_n) &= W(p^{(n)}, L^{(n)}) = \max_{1 \leq i \leq k} D(E_i^{(n)}, L_i^{(n)}) \\
 &= \max_{1 \leq i \leq k} \left(\max_{p \in E_i^{(n)}} D(p, L_i^{(n)}) \right)
 \end{aligned}$$

La suite (u_n) de nombres réels est décroissante et minorée par 0, donc converge (max étant une opération associative, commutative et monotone) comme le démontrent DIDAY et COLLABORATEURS (1980) dans leur ouvrage sur des méthodes de classification issues de la MND.

Une situation optimale au sens du critère W est optimale au sens des conditions (1), (2) et (3).

Si la situation v_n est optimale on peut déterminer les nouvelles relations de voisinage, fixer le nouvel ordre de traitement et poursuivre l'algorithme de morphogénèse.

Si v_n n'est pas optimale, c'est souvent à cause d'une incompatibilité subsistante entre la localisation d'une cellule et celle de ses voisines avant croissance. L'incompatibilité est alors éliminée en se servant pour la détermination des frontières d'une condition supplémentaire concernant la cellule en cause, par exemple son niveau dans la feuille, ou les frontières déjà connues de sa voisine ponctuelle, qui est un élément de $VG \cap VB$ lorsqu'elle existe.

Si au bout de quelques itérations de l'AND la situation n'est pas toujours optimale il y a arrêt du programme avec le message "AND CONVERGENTE NON OPTIMALE" et lorsque la détermination des frontières, à cause de l'extension d'une frontière à l'ensemble des voisines (à gauche ou en bas), donne des valeurs inférieures à 1 pour la largeur ou la hauteur de la cellule, il y a arrêt du programme avec le message "ERREUR AND".

2.3.5. Remarques

Dans le cas des cellules opérationnelles de la feuille qui nous occupe, l'application de l'AND consiste, en gros, à faire une "redistribution de masse" autour de chaque centre de gravité.

Après l'application de l'algorithme, la taille de quelques CO peut être plus grande que celle qu'elles avaient avant. Elles sont ainsi susceptibles de se diviser indépendamment de leur âge. Ce phénomène ne se produit pas toujours, ni systématiquement sur la même cellule. Et, à l'arrêt global de la croissance, l'âge de quelques CO peut être peu supérieure au nombre de divisions permise par région (qui n'est donc pas une limite stricte).

Le lissage de la feuille avec la MND en modifie très peu le contour, ce qui justifie, à posteriori, le fait que nous ayons formalisé le problème dans L_k et P_k et non dans L_{k+1} et P_{k+1} .

2.4. Sur les types de feuilles de ce modèle

Le programme modélise deux types de feuilles simples, à savoir, le type 1, où les feuilles dont l'origine de la nervure médiane reste le point le plus bas de la feuille (Figure 12), et le type 2, où les feuilles dont les cellules situées dans la bordure inférieure peuvent se déplacer vers le bas (Figure 13).

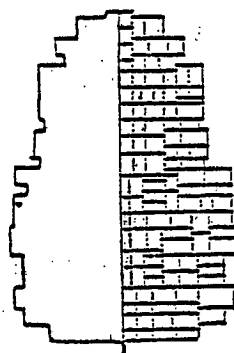
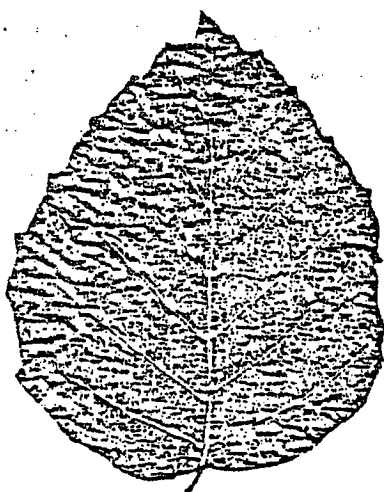


FIGURE 12

Feuilles de type 1

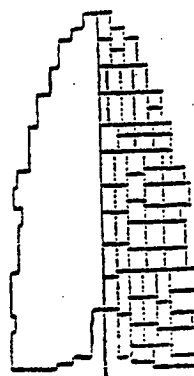
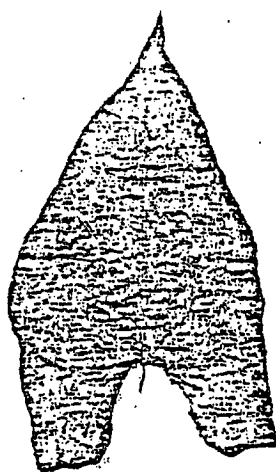


FIGURE 13

Feuilles de type 2

On peut étendre ces résultats aux feuilles composées. Observons quelques feuilles.

Le Trèfle (Figure 14.1) est la réunion de trois folioles à peu près au même stade du développement. Ces folioles sont entièrement séparées ce qui peut s'exprimer en disant que leur intersection est vide. La modélisation de chacun de ces folioles est la même.

Quelques autres feuilles (Erable, Figuier, ...) comme celle de la Figure 14.2, apparaissent comme une réunion de la feuille modélisée, de type 1 ou de type 2, avec des feuilles de la même espèce à un stage moins avancé du développement, et contrairement au cas du Trèfle, ces feuilles -ou plutôt ces lobes- ont quelques parties communes dans la base donc leur intersection est non vide.

Le Marronnier (Figure 14.3) est aussi réunion de folioles à un stade différent du développement, et l'intersection de ces folioles est vide.

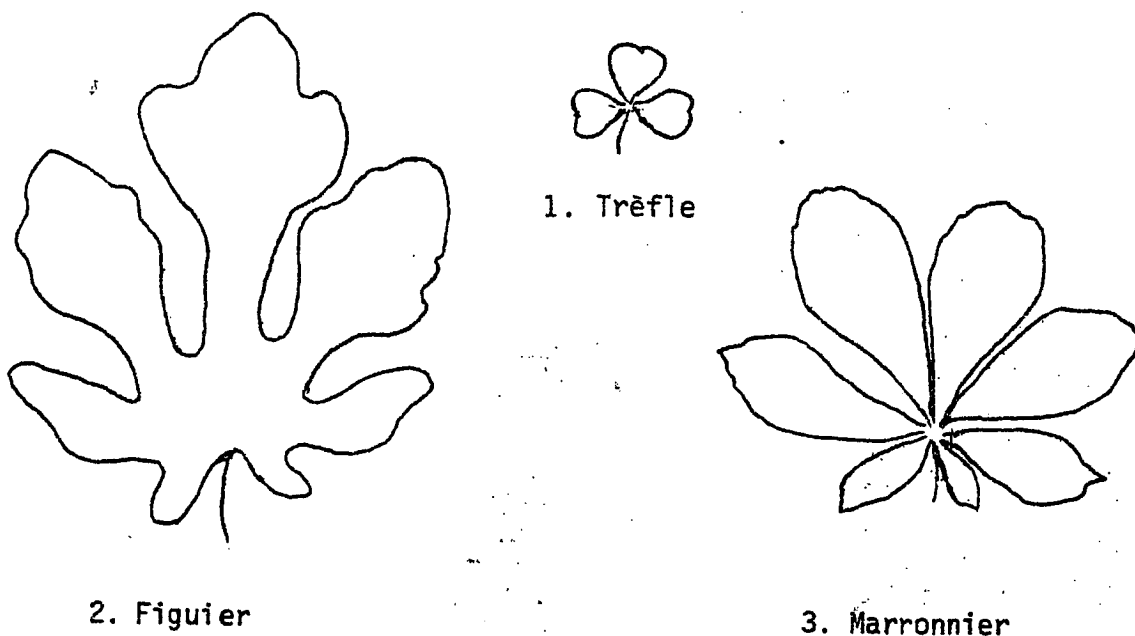


FIGURE 14.

Dans les feuilles composées les éléments latéraux ne diffèrent pas essentiellement de l'élément terminal. Si les conditions sont favorables, ils sont susceptibles de prendre le même développement que lui. L'élément principal exerce une inhibition sur les éléments latéraux et s'oppose à leur croissance.

L'auxine semble être responsable de l'inhibition des éléments. Des expériences montrent que les éléments latéraux, qui ne forment pas d'auxine quand l'élément terminal est présent, en secrètent dès qu'il est supprimé.

Mais ne sachant pas à quel stade du développement, ni comment, on fait leur réunion, cette information n'a qu'une petite valeur. Or l'ignorance et l'intuition sont toujours présentes dans les méandres qui nous mènent à la connaissance (WATANABE (1969)).

CHAPITRE 3. RESULTATS EXPERIMENTAUX

3.1. Concernant le programme

Le programme est écrit en FORTRAN IV. La vitesse de son exécution dépend naturellement de l'environnement. Sur l'IRIS 80 de CII, l'ordinateur de INRIA à ma disposition, le temps de calcul pour une feuille de 300 cellules est au maximum de 4 minutes. Si la feuille a environ 200 cellules le temps reste autour de 1,80 minutes. La taille de mémoire requise est d'environ 32 K mots.

Le programme est enregistré sur bande. Il peut être demandé à l'INRIA-Laboria sous le nom de CRAMOR, N° de compte 1609 (renseignements valables à cette date bien entendu). Il apparaît aussi dans ma thèse CRAIGNOU (1979).

3.2. Exemples de feuilles obtenues par l'algorithme

Il serait trop long de montrer tous les pas d'une exécution du programme. Les exemples donnés dans ce qui suit peuvent néanmoins donner une idée des résultats obtenus.

L'exemple 1 montre avec quelques détails le déroulement de l'algorithme de morphogénèse. La 5^e itération du programme est montrée avec l'impression du potentiel, du nombre des cellules, points source, voisinage, ordre de traitement, moyenne des facteurs μ pour chaque niveau et graphe de la feuille avant et après croissance et après AND. On a aussi les valeurs des facteurs de croissance pour chaque CO ainsi que leur âge, à l'arrêt du programme.

On peut voir, en particulier, comment le lissage avec la MND modifie, très peu le contour. A la fin sont présentées les courbes du nombre de CO et de vitesse de croissance ainsi que les coordonnées des trajectoires suivies par un point de chacun des cellules numérotées de 1 à 10.

Un changement des données entraîne des variations sous la forme de la feuille, comme il est observé dans les exemples 2 à 9.

EXEMPLE 1. Quelques étapes de l'algorithme de morphogénèse.

EXECUTION F4L1B

LE NOMBRE INITIAL DE CELLULES EST 1
LA FEUILLE EST DE TYPE 2
SONT PERMISES 30 ITERATIONS DU PROGRAMME
IL Y A 11 POINTS D'INJECTION

DIVISIONS PAR CELLULE: 6 DANS LA REGION BASALE
6 DANS LA REGION MEDIANE
6 DANS LA REGION APICALE

LE SEUIL DU POTENTIEL EST 24.00

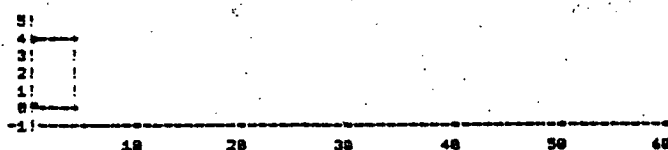
COEFFICIENTS DE DELTA:

C1(1)= 1.8 C2(1)= 1.9
C1(2)= 2.0 C2(2)= 2.1
C1(3)= 2.0 C2(3)= 1.7

COORDONNEES DE LA CELLULE INITIALE

CELLULE	BOX	BOX	BOX	BOX
1	0	4	0	4

LA FEUILLE AU STADE INITIAL



TOUR NUMERO 1

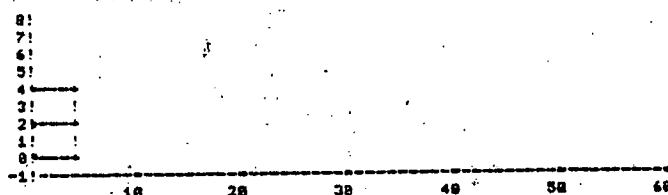
DIVISIONS :

1= 1 0 4 0 2 NC= 2 0 4 2 4 NDV(1)= 1 NDV(2)= 1

LE NOMBRE DE CELLULES A ETE AUGMENTE DE 1

MAINTENANT IL Y A 2 CELLULES

LA FEUILLE AVANT CROISSANCE, TOUR 1



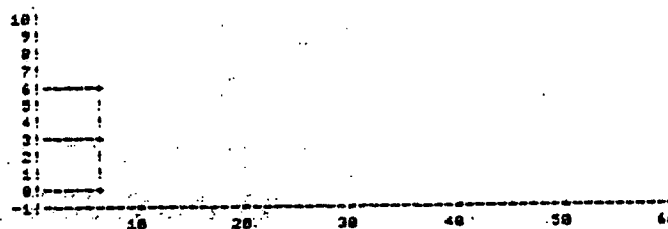
ORDONNEES DES POINTS D'INJECTION

POINT 1: 0.
POINT 2: 2.
POINT 3: 4.

SOMMET: 2 1 0 4 2 4 NV= 3 NDV= 1

PMU(2)= 1.63
PMU(3)= 1.63

LA FEUILLE APRES CROISSANCE, TOUR 1



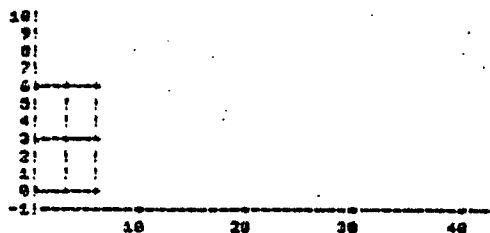
EXEMPLE 1. Suite

TOUR NUMERO 2

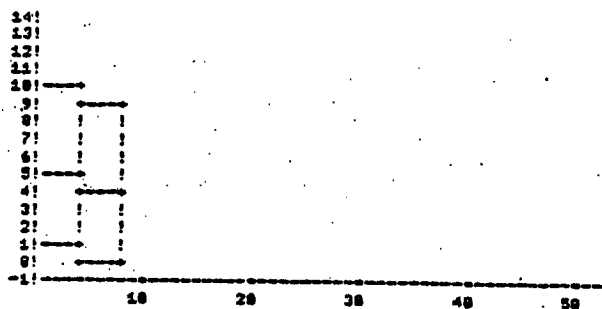
LE NOMBRE DE CELLULES A ETE AUGMENTE DE 2

MAINTENANT IL Y A 4 CELLULES

LA FEUILLE AVANT CROISSANCE, TOUR 2



LA FEUILLE APRES CROISSANCE, TOUR 2

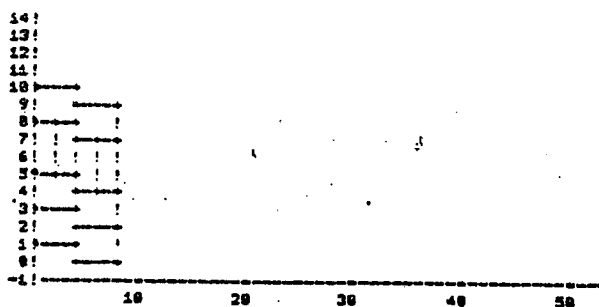


TOUR NUMERO 3

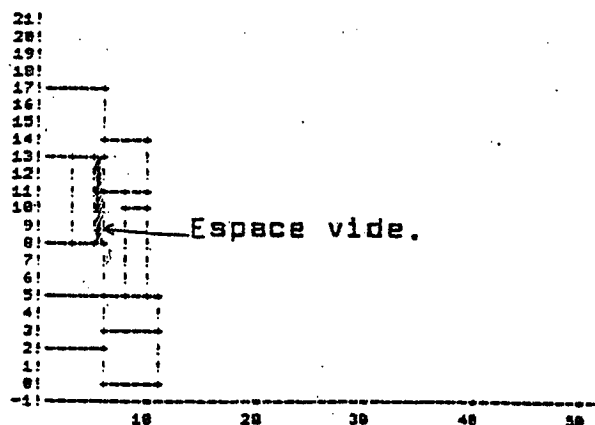
LE NOMBRE DE CELLULES A ETE AUGMENTE DE 6

MAINTENANT IL Y A 10 CELLULES

LA FEUILLE AVANT CROISSANCE, TOUR 3



LA FEUILLE APRES CROISSANCE, TOUR 3



3 EST DE TYPE 21 4 8 8 2

ORDONNEES DES POINTS D INJECTION

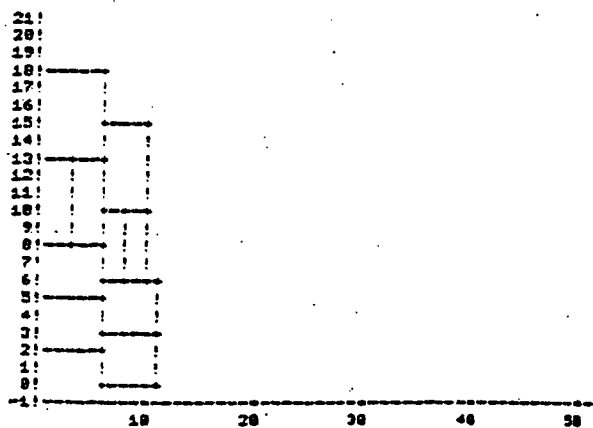
POINT 1: 1.
POINT 2: 3.
POINT 3: 5.
POINT 4: 8.
POINT 5: 18.

SOMMET: 6 1 8 4 8 18 NV= 5 NDV= 3

FMUC 2)= 1.38
FMUC 3)= 1.63
FMUC 4)= 1.75
FMUC 5)= 1.63

NDV(3)= 3 DEP= .14 -1 2

LA FEUILLE APRES AND, TOUR 3



ON A APPLIQUE L ALGORITHME DES NUDES DYNAMIQUES
LA CLASSIFICATION A ETE FAITE 1 FOIS

EXEMPLE 1. Suite

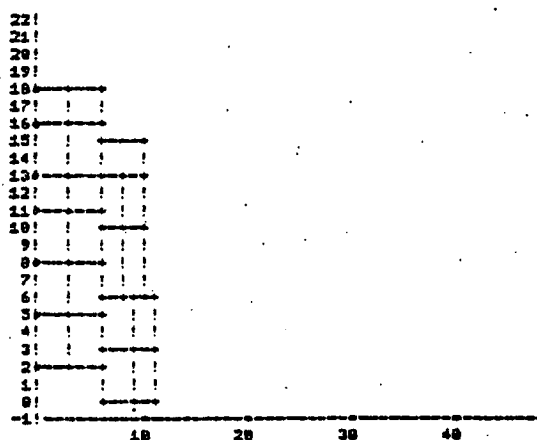
TOUR NUMERO 4

DIVISIONS :

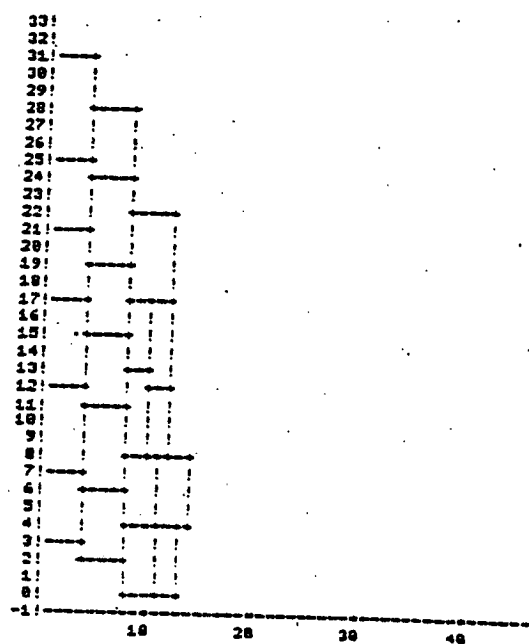
LE NOMBRE DE CELLULES A ETE AUGMENTE DE 11

MAINTENANT IL Y A 21 CELLULES

LA FEUILLE AVANT CROISSANCE, TOUR 4



LA FEUILLE APRES AND. TOUR 4

ON A APPLIQUE L'ALGORITHME DES NUÉES DYNAMIQUES
LA CLASSIFICATION A ETE FAITE 1 FOIS

TOUR NUMERO 5

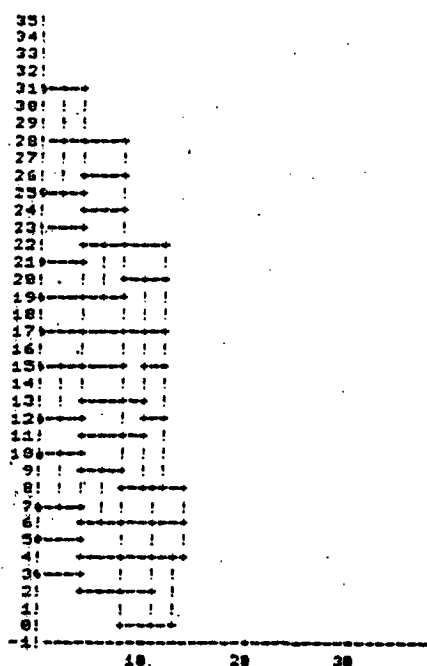
POTENTIEL DE CHAQUE CELLULE, TOUR 5

$P(1) = 42.67$ $P(2) = 68.33$ $P(3) = 25.00$ $P(4) = 24.17$ $P(5) = 68.33$
 $P(6) = 42.67$ $P(7) = 42.67$ $P(8) = 25.00$ $P(9) = 13.33$ $P(10) = 13.33$
 $P(11) = 42.67$ $P(12) = 42.67$ $P(13) = 13.33$ $P(14) = 68.33$ $P(15) = 68.33$
 $P(16) = 184.00$ $P(17) = 42.67$ $P(18) = 42.67$ $P(19) = 25.00$ $P(20) = 68.33$
 $P(21) = 24.17$ $P(22) = .00$ $P(23) = .00$ $P(24) = .00$ $P(25) = .00$

LE NOMBRE DE CELLULES A ETE AUGMENTE DE 25

MAINTENANT IL Y A 46 CELLULES

LA FEUILLE AVANT CROISSANCE, TOUR 5



ORDONNEES DES POINTS D INJECTION

POINT 1: 3.
 POINT 2: 5.
 POINT 3: 7.
 POINT 4: 18.
 POINT 5: 12.
 POINT 6: 15.
 POINT 7: 17.
 POINT 8: 19.
 POINT 9: 21.
 POINT 10: 25.
 POINT 11: 31.

SOMMET: 38 1 0 2 20 31 NV=11 NDV= 7

EXEMPLE 1. Suite.

LISTE DU VOISINAGE, TOUR 5

1 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 1 N A PAS DE VOISINE EN BAS
 2 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 VB(2.1)= 27 VB(2.2)= 0 VB(2.3)= 0
 3 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 3 N A PAS DE VOISINE EN BAS
 VPH(3)= 11
 VG(4.1)= 34 VG(4.2)= 35 VG(4.3)= 0
 VB(4.1)= 31 VB(4.2)= 0 VB(4.3)= 0
 VPH(4)= 7
 5 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 VB(5.1)= 22 VB(5.2)= 0 VB(5.3)= 0
 6 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 VB(6.1)= 33 VB(6.2)= 0 VB(6.3)= 0
 VG(7.1)= 24 VG(7.2)= 27 VG(7.3)= 0
 VB(7.1)= 34 VB(7.2)= 0 VB(7.3)= 0
 VG(8.1)= 32 VG(8.2)= 0 VG(8.3)= 0
 VB(8.1)= 25 VB(8.2)= 0 VB(8.3)= 0
 VPH(8)= 11
 VPH(8)= 35
 VG(9.1)= 18 VG(9.2)= 30 VG(9.3)= 0
 VB(9.1)= 26 VB(9.2)= 0 VB(9.3)= 0
 VPH(9)= 7
 VPH(9)= 42
 VG(10.1)= 4 VG(10.2)= 26 VG(10.3)= 0
 VB(10.1)= 31 VB(10.2)= 43 VB(10.3)= 0
 VG(11.1)= 1 VG(11.2)= 0 VG(11.3)= 0
 15 N A PAS DE VOISINE EN BAS
 12 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 VG(12.1)= 23 VB(12.2)= 0 VB(12.3)= 0
 VG(13.1)= 3 VG(13.2)= 25 VG(13.3)= 0
 13 N A PAS DE VOISINE EN BAS
 VPH(13)= 0
 VG(14.1)= 22 VG(14.2)= 28 VG(14.3)= 0
 VB(14.1)= 32 VB(14.2)= 0 VB(14.3)= 0
 VG(15.1)= 6 VG(15.2)= 33 VG(15.3)= 0
 VB(15.1)= 42 VB(15.2)= 0 VB(15.3)= 0
 VPH(15)= 12
 16 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 VB(16.1)= 29 VB(16.2)= 0 VB(16.3)= 0
 VG(17.1)= 29 VG(17.2)= 35 VG(17.3)= 0
 VB(17.1)= 36 VB(17.2)= 0 VB(17.3)= 0
 VG(18.1)= 23 VG(18.2)= 0 VG(18.3)= 0
 VB(18.1)= 38 VB(18.2)= 0 VB(18.3)= 0
 VPH(18)= 24
 VPH(18)= 12
 VG(19.1)= 0 VG(19.2)= 0 VG(19.3)= 0
 VB(19.1)= 13 VB(19.2)= 0 VB(19.3)= 0
 VPH(19)= 25
 VPH(19)= 31
 VG(20.1)= 37 VG(20.2)= 42 VG(20.3)= 0
 VB(20.1)= 9 VB(20.2)= 0 VB(20.3)= 0
 VPH(20)= 10
 VG(21.1)= 9 VG(21.2)= 26 VG(21.3)= 0
 VB(21.1)= 18 VB(21.2)= 0 VB(21.3)= 0
 22 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 VB(22.1)= 1 VB(22.2)= 0 VB(22.3)= 0
 23 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 VB(23.1)= 2 VB(23.2)= 24 VB(23.3)= 0
 VG(24.1)= 2 VG(24.2)= 0 VG(24.3)= 0
 VB(24.1)= 27 VB(24.2)= 0 VB(24.3)= 0
 VG(25.1)= 11 VG(25.2)= 0 VG(25.3)= 0
 VB(25.1)= 3 VB(25.2)= 0 VB(25.3)= 0
 VPH(25)= 32
 VG(26.1)= 7 VG(26.2)= 0 VG(26.3)= 0
 VB(26.1)= 4 VB(26.2)= 0 VB(26.3)= 0
 VPH(26)= 34
 VPH(26)= 30
 27 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 VB(27.1)= 5 VB(27.2)= 29 VB(27.3)= 0
 VG(28.1)= 5 VG(28.2)= 0 VG(28.3)= 0
 VB(28.1)= 22 VB(28.2)= 0 VB(28.3)= 0
 29 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 VB(29.1)= 6 VB(29.2)= 0 VB(29.3)= 0
 VG(30.1)= 24 VG(30.2)= 0 VG(30.3)= 0
 VB(30.1)= 7 VB(30.2)= 0 VB(30.3)= 0
 VPH(30)= 23
 VG(31.1)= 35 VG(31.2)= 0 VG(31.3)= 0
 VB(31.1)= 8 VB(31.2)= 0 VB(31.3)= 0
 VPH(31)= 32
 VG(32.1)= 1 VG(32.2)= 22 VG(32.3)= 0
 VB(32.1)= 11 VB(32.2)= 0 VB(32.3)= 0
 33 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 VB(33.1)= 12 VB(33.2)= 0 VB(33.3)= 0
 VG(34.1)= 27 VG(34.2)= 28 VG(34.3)= 0
 VB(34.1)= 14 VB(34.2)= 35 VB(34.3)= 0
 VG(35.1)= 14 VG(35.2)= 0 VG(35.3)= 0
 VB(35.1)= 32 VB(35.2)= 0 VB(35.3)= 0
 VG(36.1)= 6 VG(36.2)= 29 VG(36.3)= 0
 VB(36.1)= 15 VB(36.2)= 37 VB(36.3)= 0
 VG(37.1)= 15 VG(37.2)= 0 VG(37.3)= 0
 VB(37.1)= 42 VB(37.2)= 0 VB(37.3)= 0
 38 N A PAS DE VOISINE A GAUCHE
 VB(38.1)= 16 VB(38.2)= 0 VB(38.3)= 0
 VG(39.1)= 16 VG(39.2)= 0 VG(39.3)= 0
 VB(39.1)= 29 VB(39.2)= 0 VB(39.3)= 0
 VPH(39)= 30
 VG(40.1)= 38 VG(40.2)= 0 VG(40.3)= 0
 VB(40.1)= 39 VB(40.2)= 0 VB(40.3)= 0
 VPH(40)= 16
 VG(41.1)= 39 VG(41.2)= 0 VG(41.3)= 0
 VB(41.1)= 17 VB(41.2)= 0 VB(41.3)= 0
 VPH(41)= 40
 VG(42.1)= 12 VG(42.2)= 0 VG(42.3)= 0
 VB(42.1)= 18 VB(42.2)= 0 VB(42.3)= 0
 VPH(42)= 23
 VPH(42)= 33
 VG(43.1)= 31 VG(43.2)= 0 VG(43.3)= 0
 VB(43.1)= 19 VB(43.2)= 0 VB(43.3)= 0
 VPH(43)= 0
 VG(44.1)= 37 VG(44.2)= 0 VG(44.3)= 0
 VB(44.1)= 28 VB(44.2)= 45 VB(44.3)= 0
 VPH(44)= 36
 VG(45.1)= 28 VG(45.2)= 0 VG(45.3)= 0
 VB(45.1)= 46 VB(45.2)= 0 VB(45.3)= 0
 VPH(45)= 9
 VG(46.1)= 9 VG(46.2)= 0 VG(46.3)= 0
 VB(46.1)= 21 VB(46.2)= 0 VB(46.3)= 0
 VPH(46)= 20

11 EST DE TYPE 2: 4 0 2 4
 3 EST DE TYPE 2: 0 11 0 2

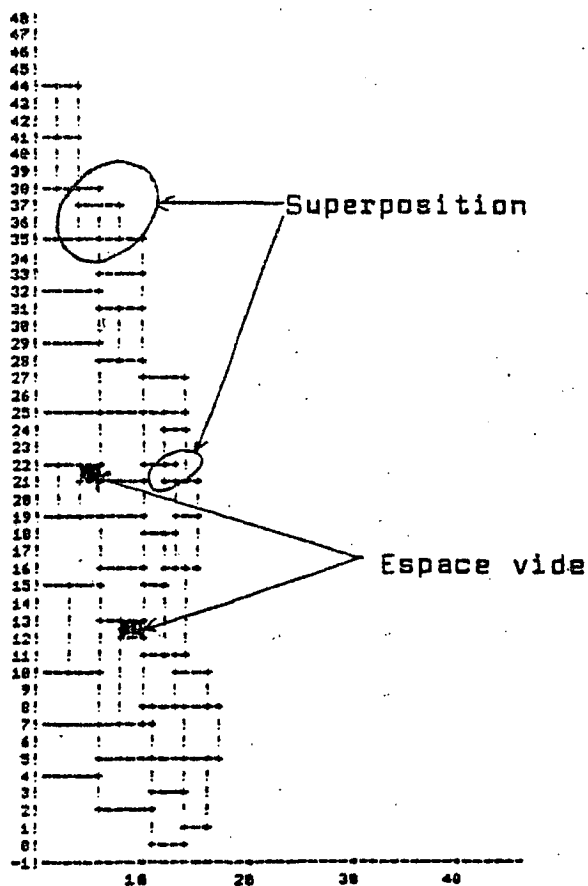
EXEMPLE 1. Suite.

ORDRE DE TRAITEMENT DES CELLULES

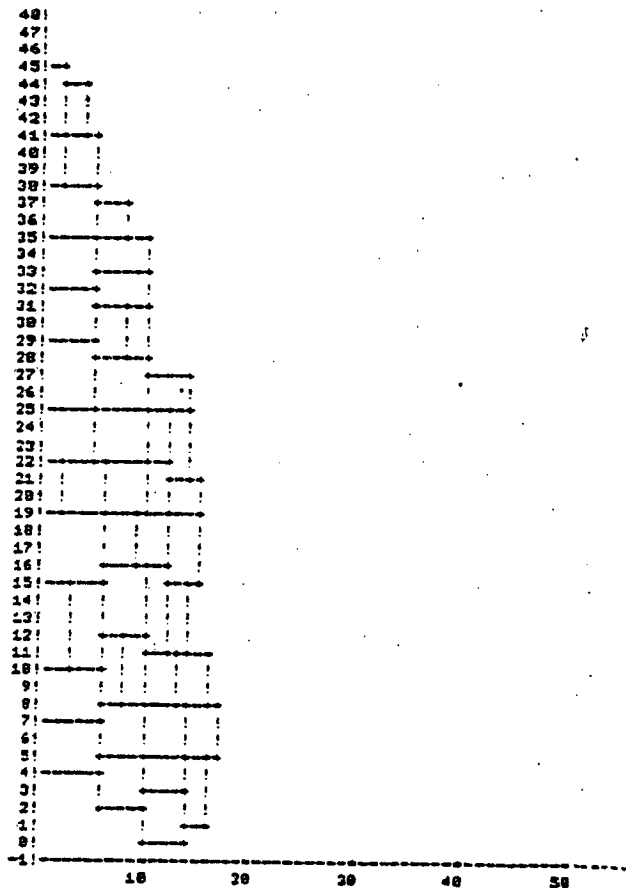
T(1)= 1	T(2)= 22	T(3)= 5	T(4)= 27	T(5)= 2
T(6)= 23	T(7)= 12	T(8)= 33	T(9)= 6	T(10)= 29
T(11)= 16	T(12)= 38	T(13)= 11	T(14)= 3	T(15)= 24
T(16)= 28	T(17)= 32	T(18)= 14	T(19)= 25	T(20)= 35
T(21)= 8	T(22)= 13	T(23)= 31	T(24)= 19	T(25)= 34
T(26)= 7	T(27)= 4	T(28)= 38	T(29)= 18	T(30)= 26
T(31)= 39	T(32)= 48	T(33)= 42	T(34)= 9	T(35)= 15
T(36)= 37	T(37)= 29	T(38)= 36	T(39)= 17	T(40)= 41
T(41)= 43	T(42)= 19	T(43)= 21	T(44)= 46	T(45)= 48
T(46)= 44				

PHU(2)= 1.29
 PHU(3)= 1.63
 PHU(4)= 1.81
 PHU(5)= 1.68
 PHU(6)= 1.88
 PHU(7)= 1.68
 PHU(8)= 1.68
 PHU(9)= 1.63
 PHU(10)= 1.53
 PHU(11)= 1.88

LA FEUILLE APRES CROISSANCE. TOUR 5



LA FEUILLE APRES AND. TOUR 5



ON A APPLIQUE L'ALGORITHME DES NUÉES DYNAMIQUES
LA CLASSIFICATION A ÉTÉ FAITE 1 FOIS

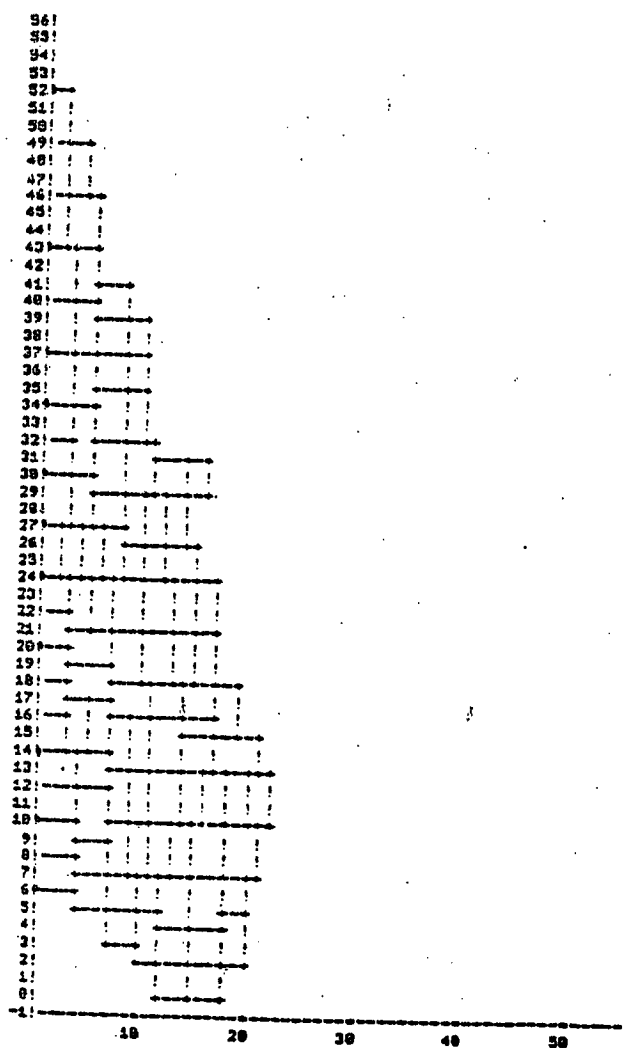
EXEMPLE 1. Suite.

TOUR NUMERO 8

LE NOMBRE DE CELLULES A ETE AUGMENTE DE 6

MAINTENANT IL Y A 100 CELLULES

LA FEUILLE AVANT CROISSANCE, TOUR 8

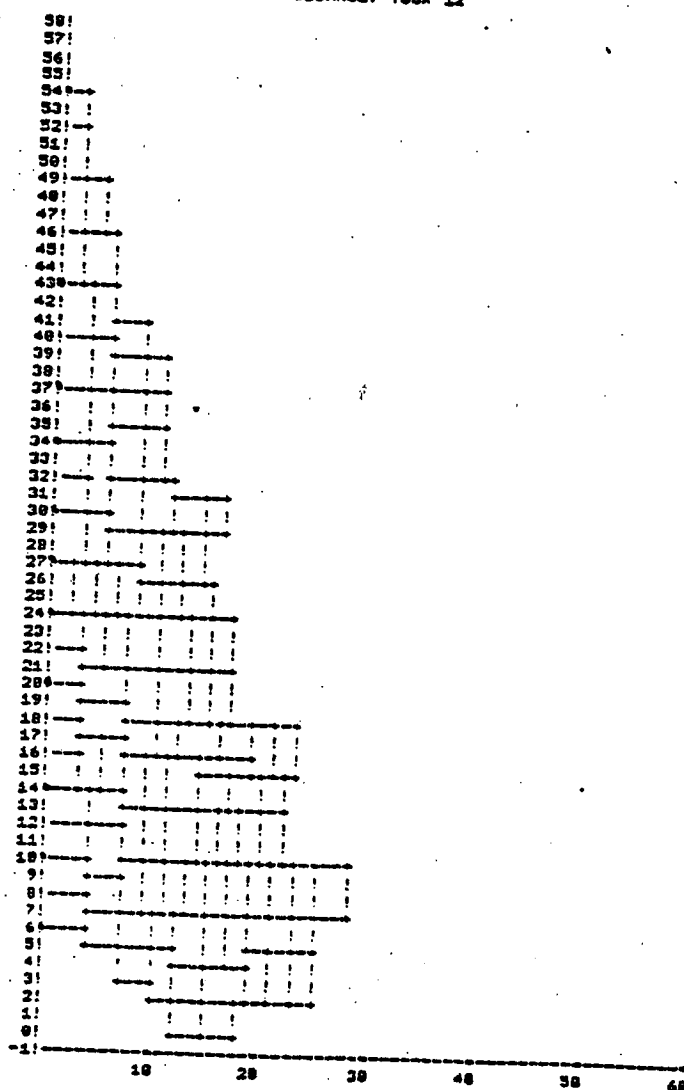


TOUR NUMERO 12

LE NOMBRE DE CELLULES A ETE AUGMENTE DE 2

MAINTENANT IL Y A 112 CELLULES

LA FEUILLE AVANT CROISSANCE, TOUR 12



ORDONNEES DES POINTS D INJECTION

POINT 1: 6.
POINT 2: 10.
POINT 3: 14.
POINT 4: 20.
POINT 5: 24.
POINT 6: 27.
POINT 7: 30.
POINT 8: 34.
POINT 9: 37.
POINT 10: 43.
POINT 11: 52.

ORDONNEES DES POINTS D INJECTION

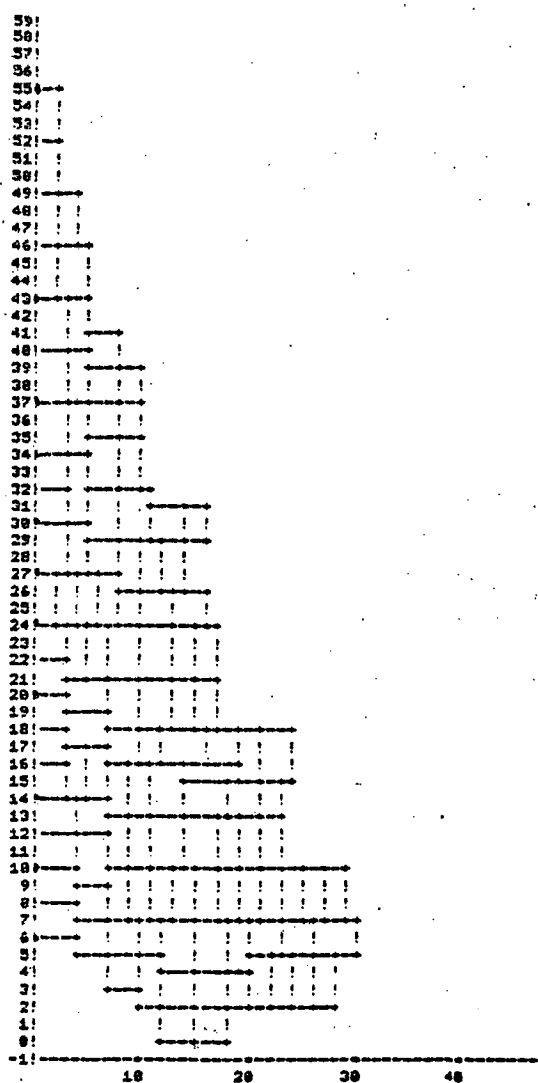
POINT 1: 6.
POINT 2: 10.
POINT 3: 14.
POINT 4: 20.
POINT 5: 24.
POINT 6: 27.
POINT 7: 30.
POINT 8: 34.
POINT 9: 37.
POINT 10: 43.
POINT 11: 54.

EXEMPLE 1. Suite.

TOUR NUMERO 16

LE NOMBRE DE CELLULES A ETE AUGMENTE DE 1
MAINTENANT IL Y A 116 CELLULES

LA FEUILLE AVANT CROISSANCE, TOUR 16



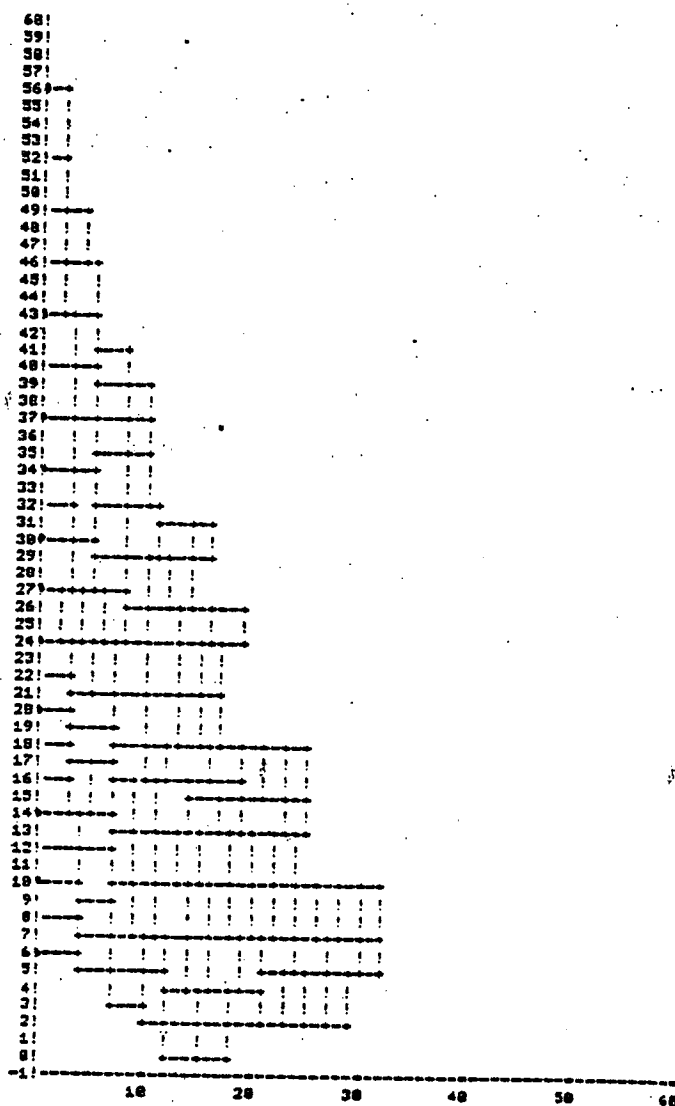
ORDONNEES DES POINTS D INJECTION

POINT 1: 6.
POINT 2: 18.
POINT 3: 14.
POINT 4: 20.
POINT 5: 24.
POINT 6: 27.
POINT 7: 30.
POINT 8: 34.
POINT 9: 37.
POINT 10: 43.
POINT 11: 55.

TOUR NUMERO 21

LE NOMBRE DE CELLULES A ETE AUGMENTE DE 1
MAINTENANT IL Y A 123 CELLULES

LA FEUILLE AVANT CROISSANCE, TOUR 21



ORDONNEES DES POINTS D INJECTION

POINT 1: 6.
POINT 2: 18.
POINT 3: 14.
POINT 4: 20.
POINT 5: 24.
POINT 6: 27.
POINT 7: 30.
POINT 8: 34.
POINT 9: 37.
POINT 10: 43.
POINT 11: 56.

EXEMPLE 1. Suite

TOUR NUMERO 22

LE NOMBRE DE CELLULES A ETE AUGMENTE DE 8

MAINTENANT IL Y A 123 CELLULES

TOUR NUMERO 23

LE NOMBRE DE CELLULES A ETE AUGMENTE DE 8

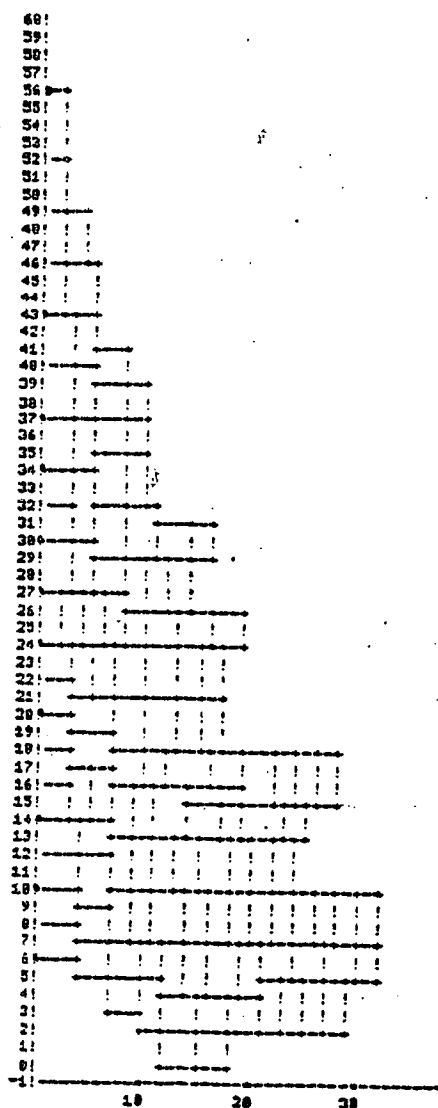
MAINTENANT IL Y A 123 CELLULES

TOUR NUMERO 24

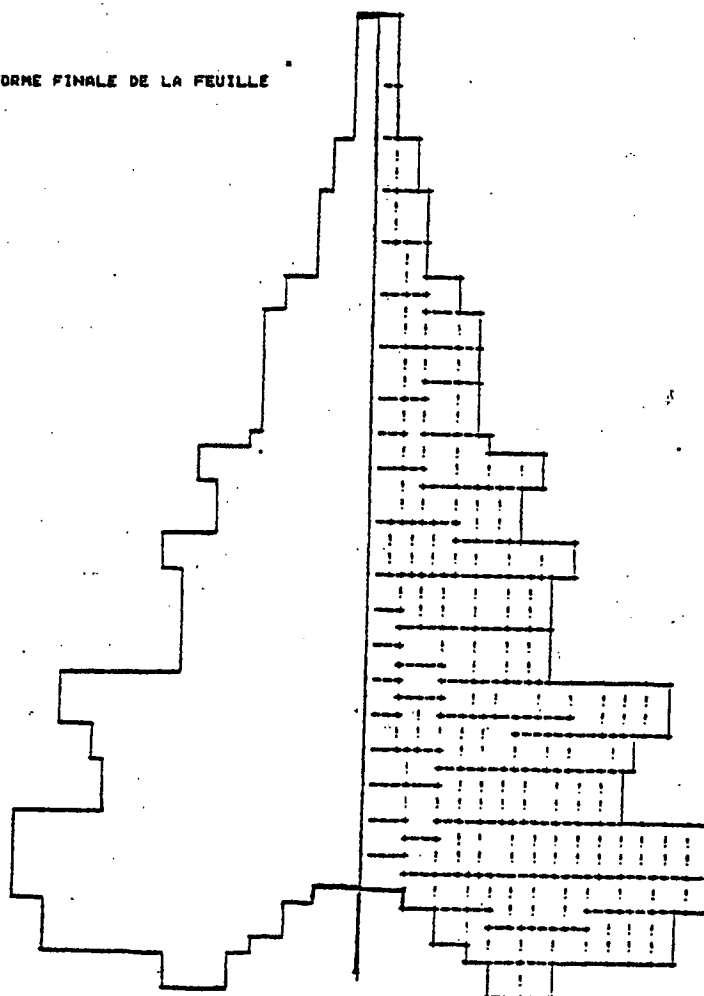
LE NOMBRE DE CELLULES A ETE AUGMENTE DE 1

MAINTENANT IL Y A 124 CELLULES

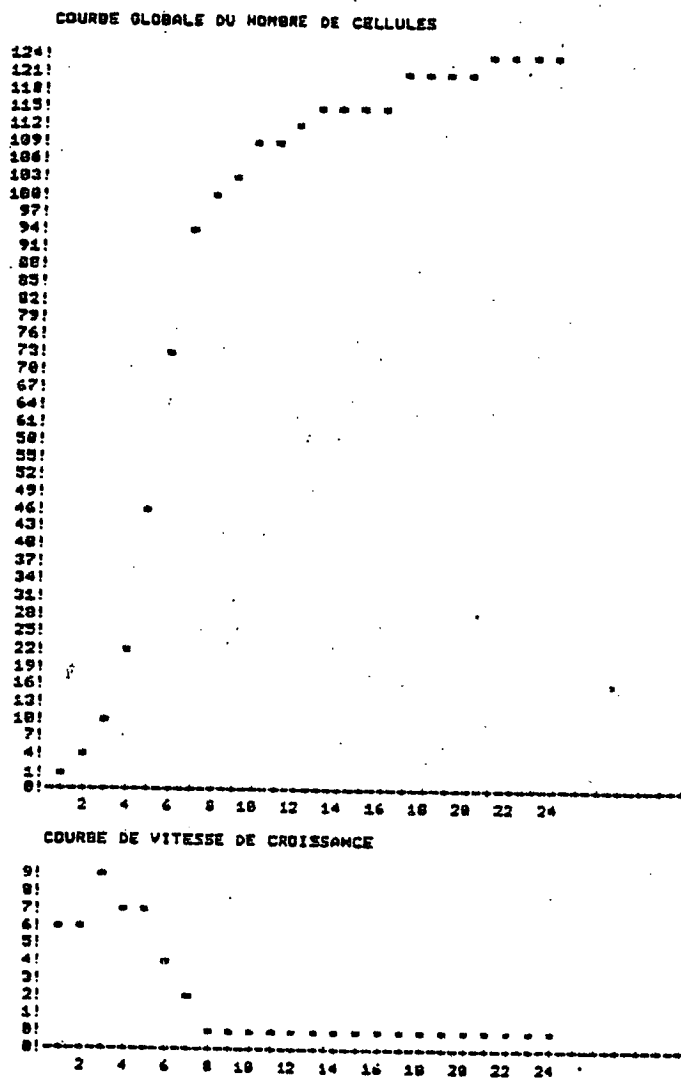
LA FEUILLE AVANT CROISSANCE, TOUR 24



FORME FINALE DE LA FEUILLE



EXEMPLE 1. Suite.

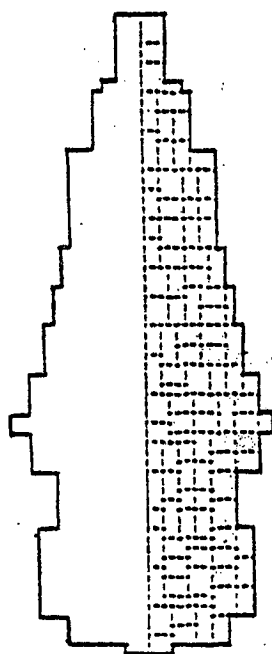


TRAJECTOIRES DES CELLULES 1 A 10

TOUR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
CELL										
1	0. 0	0. 0	0. 0	0. 0	0. 0	0. 0	0. 0	0. 0	0. 0	0. 0
2	0. 2	0. 3	0. 4	0. 6	0. 9	0. 15	0. 18	0. 18	0. 18	0. 18
3	0. 0	3. 0	4. -1	6. -2	8. -3	10. -4	12. -5	12. -6	12. -6	12. -6
4	0. 0	3. 3	4. 3	6. 4	8. 5	10. 7	14. 9	14. 9	14. 9	14. 9
5	0. 0	0. 0	0. 2	0. 3	0. 4	0. 6	0. 8	0. 8	0. 8	0. 8
6	0. 0	0. 0	0. 7	0. 11	0. 18	0. 28	0. 37	0. 37	0. 37	0. 37
7	0. 0	0. 0	2. 4	3. 6	4. 8	6. 12	7. 12	7. 12	7. 12	7. 12
8	0. 0	0. 0	4. 1	6. 1	8. 1	10. 1	13. 1	13. 1	13. 1	13. 1
9	0. 0	0. 0	4. 6	6. 8	8. 10	10. 15	10. 18	10. 18	10. 18	10. 18
10	0. 0	0. 0	6. 3	8. 4	10. 5	12. 7	16. 9	17. 9	18. 9	19. 9

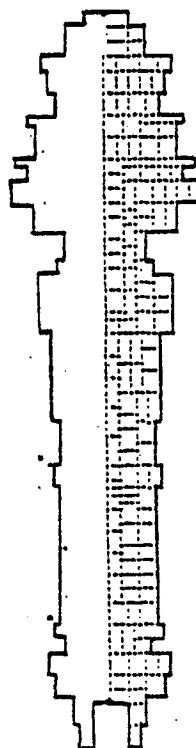
TIME 01.50 CORE 61

Un changement des données entraîne une grande modification de la forme, comme le montrent les exemples suivants :



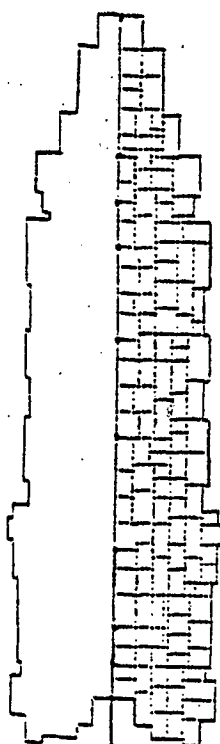
LE NOMBRE INITIAL DE CELLULES EST 1
 LA FEUILLE EST DE TYPE 1
 ONT PERMIS 30 ITERATIONS DU PROGRAMME
 IL Y A 2 POINTS D'INJECTION
 DIVISIONS PAR CELLULE: 4 DANS LA REGION BASALE
 4 DANS LA REGION MIDDLE
 8 DANS LA REGION APICALE
 LE SEUIL DU POTENTIEL EST 24,00
 COEFFICIENTS DE DELTA: C1(1)= 1,5 C2(1)= 1,5
 C1(2)= 1,5 C2(2)= 1,5
 C1(3)= 1,5 C2(3)= 1,5

EXEMPLE 2



LE NOMBRE INITIAL DE CELLULES EST 1
 LA FEUILLE EST DE TYPE 2
 ONT PERMIS 30 ITERATIONS DU PROGRAMME
 IL Y A 2 POINTS D'INJECTION
 DIVISIONS PAR CELLULE: 4 DANS LA REGION BASALE
 4 DANS LA REGION MIDDLE
 4 DANS LA REGION APICALE
 LE SEUIL DU POTENTIEL EST 24,00
 COEFFICIENTS DE DELTA: C1(1)= 2,5 C2(1)= 0
 C1(2)= 2,5 C2(2)= 0
 C1(3)= 2,5 C2(3)= 0

EXEMPLE 3



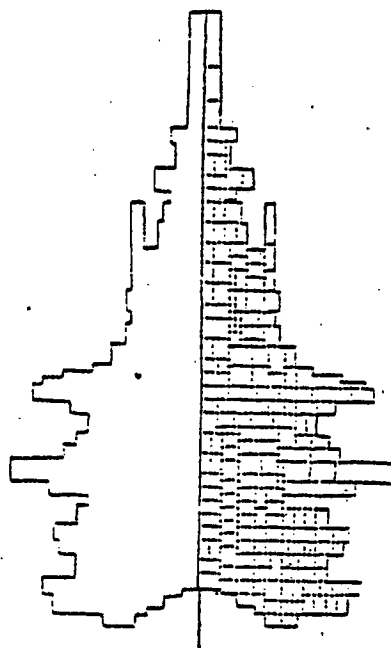
LE NOMBRE INITIAL DE CELLULES EST 1
LA FEUILLE EST DE TYPE 1
SONT PERMISES 30 ITERATIONS DU PROGRAMME
IL Y A 7 POINTS D'INJECTION

DIVISIONS PAR CELLULE: 9 DANS LA REGION BASALE
7 DANS LA REGION MEDIANE
3 DANS LA REGION APICALE

LE SEUIL DU POTENTIEL EST 24.00

Coefficients de DELTRUI:
C1(1)= 1.5 C2(1)= 1.8
C1(2)= 1.9 C2(2)= 1.9
C1(3)= 1.8 C2(3)= 1.7

EXEMPLE 4



LE NOMBRE INITIAL DE CELLULES EST 1
LA FEUILLE EST DE TYPE 2
SONT PERMISES 50 ITERATIONS DU PROGRAMME
IL Y A 10 POINTS D'INJECTION

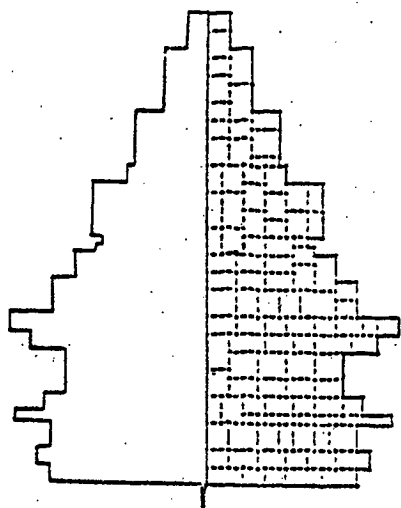
DIVISIONS PAR CELLULE: 6 DANS LA REGION BASALE
7 DANS LA REGION MEDIANE
8 DANS LA REGION APICALE

LE SEUIL DU POTENTIEL EST 24.00

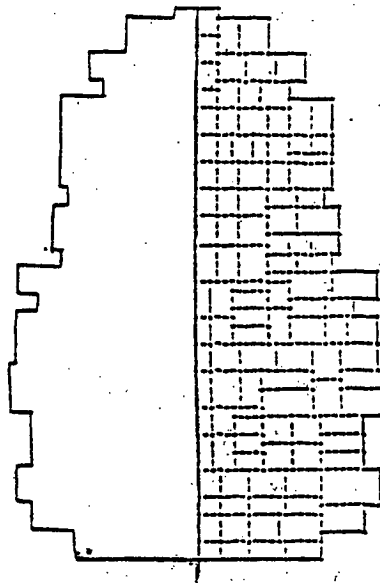
Coefficients de DELTRUI:
C1(1)= 1.9 C2(1)= 1.8
C1(2)= 1.9 C2(2)= 1.9
C1(3)= 1.9 C2(3)= 1.7

EXEMPLE 5

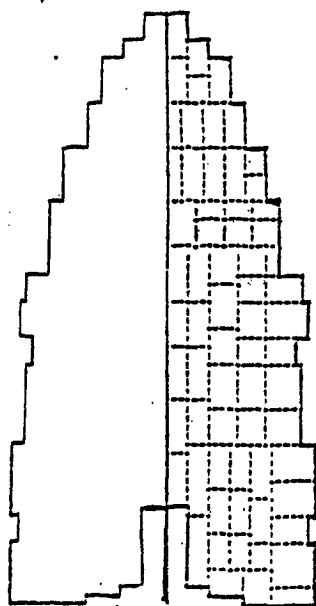
Et d'autre formes de feuille opérationnelle



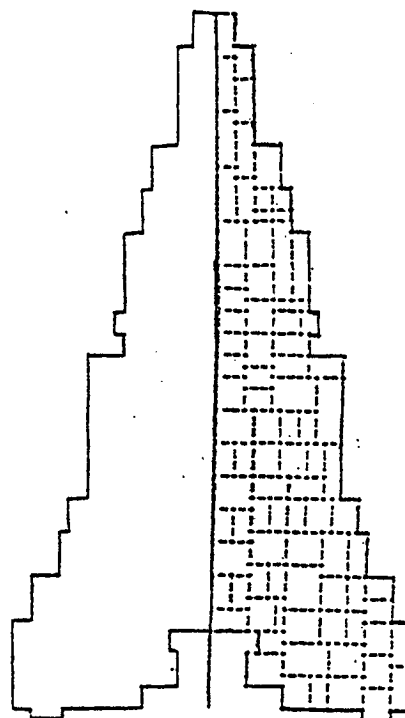
EXEMPLE 6



EXEMPLE 7



EXEMPLE 8



EXEMPLE 9

CONCLUSION

Le problème qui est à l'origine de ce travail était de construire un modèle informatique de l'évolution de la forme des feuilles et de faire ainsi ressortir certains éléments qui aideraient à mieux comprendre leur structure et le phénomène de leur croissance.

Ce problème a été extrêmement simplifié de façon à lui donner la solution présentée ici. Elle montre seulement un chemin parmi tant d'autres qui auraient pu être suivis et ne prétend nullement être la meilleure.

Nous serions heureux si d'autres travaux de recherche aboutissant à un modèle plus fin de cette forme naturelle pourraient tenir compte de celui-ci ainsi que des suggestions faites tout au long de l'exposé.

Nous croyons que l'ordre de traitement des cellules utilisé ici peut servir également dans le traitement d'autres systèmes de type cellulaire où il n'y a pas de restrictions sur la direction de la croissance.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] AVERY G.S., 1933
Structure and development of the tobacco leaf. Amer. J. Bot.,
20, 565-592.

- [2] BARTHO H., 1978
Analyse des corrélations interorganiques au cours du développement
du *Mirabilis Jalapa* L. Thèse Doctorat d'Etat. Institut Polytechni-
que de Toulouse.

- [3] BROWN R., 1976
Significance of division in the higher plant. In Cell division in
higher plants, Yeoman M.M. (ed), Acad. Press, London, 1-46.

- [4] BUIS R., BRIERE C., LARPENT J-P., 1976
Analyse quantitative du développement du protonéma de *Ceratodon pur-
pureus* Brid. *Physiol. Vég.*, 14, 4, 817-832.

- [5] BUIS R., LARPENT J-P., AUVITY M., 1974
Analyse factorielle de la croissance et de la ramification du myce-
lium jeune du *podospora anserina* (Ces.) Rechm. *Physiol. Vég.*, 12,
3, 507-517.

- [6] CHOQUET G., 1973
Cours d'analyse. Tome II. Topologie. Masson et C^{ie} (eds). Paris.

- [7] CRAIGNOU B., 1979
Un modèle de morphogénèse fondé sur l'algorithme des Nuées Dynamiques.
Thèse Doctorat 3^e cycle. Mathématiques-Informatique. Paris VI.

- [8] CUSSET G., 1969
Remarques sur des feuilles de Dicotylédones. Propositions données
par la Faculté ; l'inflorescence des Passifloracées. Thèse Doctorat
d'Etat es Sciences Naturelles. Paris VI.

- [9] D'ARCY W., THOMPSON., 1917
On Growth and Form. Cambridge Univ. Press. 793 p.

- [10] DALE J.E., 1976
Cell division in leaves. In Cell division in higher plants. Yeoman M. M. (ed). Acad. Press, London, 315-345.
- [11] DIDAY E., 1971
Une nouvelle méthode en classification Automatique et Reconnaissance des formes ; la méthode des Nuées Dynamiques. RSA., 19, 2.
- [12] DIDAY E. et COLLABORATEURS., 1980
Optimisation en classification automatique. INRIA, Rocquencourt, 1 vol. 700 Pages.
- [13] DYER A.F., 1976
Modifications and errors of mitotic cell division in relation to differentiation. In cell division in higher plants. Yeoman M.M. (ed). Acad. Press, London, 199-249.
- [14] FRANQUIN P., 1972
Modèles mathématiques de structures chez les végétaux. II : relations de Structure. Cah. ORSTOM, ser Biol, n° 17, 3-21.
- [15] FRANQUIN P., 1974
Un modèle théorique du développement de la structure de la plante. Phisiol. Vég., 12, 3, 459-465.
- [16] JEREMIE J., CUSSET G., BARJOLLE M., 1977
Règles de croissance dans la feuille d'un cultivar de tabac (phénomènes continus). Actes du 102^e Congrès des Sociétés Savantes. Sciences, fasc 1, 335-345, Limoges.
- [17] LACOMBE J-P., 1978
Etude quantitative du développement du Chamvre (*Cannabis sativa* L.). Croissance de l'axe caulinaire. Thèse doctorat 3^e cycle. Institut National Polytechnique, Toulouse.
- [18] LINDENMAYER A., 1975
Developmental algorithms for multicellular organisms : a survey of L-systems. J. Theor. Biol., 54, 3-22.
- [19] LINDENMAYER A., 1977
Paracldial relationships in leaves. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd 90, 287-301.

- [20] LÜCK H.B., LÜCK J., 1976
Cell number and cell size in filamentous organisms in relation to ancestrally and positionally dependent generation times. In Automata, languages, development. A Lindenmayer and G. Rosenberg (eds). North-Holland. 109-124.
- [21] LÜCK J., 1977
Complémentarité apico-basale dans l'organisation des tissus végétaux. Cah. Biol. Théor. Vol 1, Fasc 1, Marseille.
- [22] LYNDON R.F., 1976
The shoot apex. In Cell division in higher plants. Yeoman M.M. (ed) Acad. Press. London, 285-314.
- [23] MALTHUS T.R., 1798
Essai sur le principe de la population. Texte intégral traduit par P. et G. Prévost. Guillaumin, Paris. 690 p., 1845.
- [24] MAKSYMOWYCH R., 1973
Analysis of leaf development. Cambridge. 1 vol., 109 p.
- [25] MARCELLIN-SALDAÑA M., 1979
Etude fine de la croissance des jeunes plantes de Maïs cultivées en conditions limitantes. Thèse Doctorat 3^e cycle. Paris VI. Physiologie Végétale.
- [26] MITCHISON G.J., WILCOX M., 1972
Rule governing cell division in Anabaena. Nature, Vol 239, 110-111.
- [27] ROSENFELD A., JOHNSTON E., 1970
Shape synthesis I. Air Force Cambridge Research Laboratories. Bedford, Mass. I - AFCRL - 70 - 0502.
- [28] ROSENFELD A., JOHNSTON E., 1971
Shape synthesis II. Air Force Cambridge Research Laboratories. Bedford, Mass. II - AFCRL - 71 - 0207.
- [29] SIBSON R., 1978
The Dirichlet tessellation as an aid in data analysis. 11 th European meeting of Statisticians, Oslo, 14-18 August.

- [30] SIMON J.C., CRAIGNOU B., 1978
Un modèle informatique de feuilles. C.R. de la Réunion de Morphogénèse. Paris, Octobre.
- [31] THOM R., 1972
Stabilité structurelle et morphogénèse. Benjamin, Reading, Mass.
- [32] VERHULST P.F., 1838
Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement.
Corres. Math. et Phys. 10, 113-121.
- [33] WATANABE S., 1969
Knowing and Guessing. Wiley. New York. 1 vol. 592 p.

